Über den Einfluß des Lichts auf das Wachstum der Koleoptile von Avena sativa

---

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt

der mathematischen und naturwissenschaftlichen Fakultät der Kaiser Wilhelm-Universität Straßburg

von

Ernst Vogt

aus Straßburg

Mit 8 Abbildungen im Text

Straßburg

1915

Über den Einfluß des Lichts auf das Wachstum der Koleoptile von Avena sativa

---

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt

der mathematischen und naturwissenschaftlichen Fakultät der Kaiser Wilhelm-Universität Straßburg

von

Ernst Vogt

aus Straßburg

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

Mit 8 Abbildungen im Text

Straßburg
1915

(Abdruck aus der „Zeitschrift für Botanik“, 7. Jahrgang, Heft 4)
Verlag von Gustav Fischer in Jena

Disposition.

Seite

Einleitung 193
Methodik 195

I. Abschnitt: Wachstumsverlauf unter konstanten Bedingungen.
1. Wachstum in Dunkelheit (große Periode) 197
2. Wachstum in verschiedenen Lichtintensitäten 198
3. Wachstum in verschiedenen Temperaturen 201
Zusammenfassung 204

II. Abschnitt: Einfluß des Lichtwechsels auf das Wachstum 205
1. Wirkung plötzlicher Belichtung.
A. Von kurzer Dauer
a) bei mittlerer Intensität (100 M.-K.) 208
b) bei niederen Intensitäten 213
c) bei höheren Intensitäten 214
d) Anhang: Einfluß einer Vorbelichtung 218
B. Von längerer Dauer 222
2. Wirkung plötzlicher Verdunkelung.
A. Bei dauernder Verdunkelung 225
B. Bei vorübergehender Verdunkelung 228
3. Bedeutung des Temperatur- und Transpirationswechsels.
A. Temperaturänderungen 230
B. Transpirationsänderungen 236
Zusammenfassung und Literatur 237

III. Abschnitt: Spätere Erfolge der Beleuchtung.
1. Einfluß des Lichts auf die Wachstumsgeschwindigkeit 241
A. Weißes Licht 241
B. Rotes Licht 248
2. Einfluß des Lichts auf die Endlänge 252
A. Wirkungen verschiedener Lichtmengen 254
B. Wirkungen gleicher Lichtmengen (Reizmengengesetz) 256
Zusammenfassung 257

IV. Abschnitt: Einfluß periodischer Beleuchtung 258

Anhang: Einfluß des Lichts auf das Wachstum des ersten Laubblattes von Avena 264

Allgemeine Zusammenfassung 269
Literaturverzeichnis 270

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548024_0108

Einleitung.

Der Einfluß des Lichts auf das Längenwachstum der Pflanzen ist oft untersucht worden. Sieht man von den durch dauernde Verdunklung bedingten Etiolementserscheinungen ab, so gilt im allgemeinen als Regel, daß durch Beleuchtung das Wachstum gehemmt wird. Für Sprosse ist das von Sachs (1872), Reinke (1876) und Godlewski (1890) festgestellt worden, für Wurzeln von Strehl (1874), Müller (1876), Wiesner (1880), Darwin (1880), Kny (1902) und Iltis (1903). Daß die Laubblätter sich ebenso verhalten, geht aus den Arbeiten Prantls (1873) und Steblers (1878) hervor; endlich haben Vines (1878) und Stameroff (1897) gefunden, daß auch bei den Sporangienträgern der Mucorineen und den Rhizoiden von Marchantia die Wachstumsgeschwindigkeit im Dunkeln größer ist als am Licht.

In der Mehrzahl dieser Arbeiten handelt es sich um den Einfluß des Tageslichts, also einer Lichtquelle von wechselnder aber immerhin recht hoher Intensität. Nachdem durch Blaauw (1909) und Fröschel (1908) für den Phototropismus nachgewiesen wurde, daß die Lichtmenge maßgebend ist, daß also niedere Intensitäten bei langer Belichtungsdauer denselben Effekt haben können wie hohe Intensitäten bei entsprechend kürzerer Dauer, war auch für das Studium des Längenwachstums Dauer und Intensität der Beleuchtung genauer zu beachten, als das bisher geschah. Da außerdem durch mehrere Autoren gezeigt worden ist, daß dieses sogenannte Reiz-

mengengesetz beim Phototropismus keineswegs immer gilt, so ist zurzeit eine erneute Untersuchung der Abhängigkeit des Wachstums von allseitiger Beleuchtung zweifellos ein Bedürfnis. Ferner galt es festzustellen, ob auch ein Wechsel in der Beleuchtung an sich schon auf den Gang des Wachstums einwirkt, ob die Pflanze allgemein auf einen solchen Reiz zu reagieren vermag, wie es die zu photonastischen Bewegungen befähigten Organe tun. Daß wirklich, wie Pfeffer (Physiologie II, S. 109) anführt, »durch einen plötzlichen Beleuchtungswechsel der Regel nach keine auffallende transitorische Reaktion veranlaßt wird«, das kann man aus den bisherigen Beobachtungen nicht mit Sicherheit schließen, weil fast stets nur in relativ großen Zwischenräumen und mit wenig genauen Apparaten gemessen wurde.

Im Gegensatz zu den erwähnten Arbeiten, wo als Untersuchungsobjekte meist Sprosse oder Wurzeln dikotyler Pflanzen dienten, sind die im folgenden dargestellten Beobachtungen fast ausschließlich an der Koleoptile von Avena sativa gemacht und zwar aus mehreren Gründen. Vor allem besitzt dies Organ eine hohe Empfindlichkeit schon gegen geringe Lichtwirkungen, während es unter den schädlichen Einflüssen der sogenannten Laboratoriumsluft wenig leidet; ferner ist es leicht möglich, eine große Anzahl gleichlanger und gerader Keimlinge in kurzer Zeit zu erhalten. Es hat deshalb die Haferkoleoptile bereits in zahlreichen Arbeiten über den phototropischen Reizvorgang ausgedehnte Verwendung gefunden, und ihre phototropischen und geotropischen Eigenschaften sind nach vielen Richtungen hin genau untersucht. Mit dem Einfluß des Lichts auf das Wachstum haben sich aber nur einige Forscher (Rothert 1896, S. 28; und Fitting 1907) beschäftigt, und auch diese nur wenig eingehend. Eine ausführliche Bearbeitung dieser Frage, die doch enge Beziehungen zu den Untersuchungen über die phototropische Krümmung aufweist, stand also noch völlig aus. Zwar hat sich, wie erwähnt, schon Fitting (1907) mit der Wirkung des Lichts auf das Wachstum von Gramineenkeimlingen befaßt, doch wollte er in der Hauptsache die Verteilung der Empfindlichkeit gegen wachstumshemmende Lichtwirkungen untersuchen. Ferner machte

Fitting seine Beobachtungen an Keimlingen des Paniceentypus, und fügt nur am Schlusse der Arbeit (S. 132) die Bemerkung hinzu, er habe ähnliche Verhältnisse auch bei Avena gefunden. Seine Untersuchungen ergaben, daß sowohl alleinige Belichtung des Kotyledo als auch des Hypokotyls genügt, um das fast ganz auf die oberen Teile des Hypokotyls beschränkte Wachstum zu verzögern, daß also bei Belichtung des ganzen Keimlings der von der Spitzenregion basalwärts geleitete Reiz die hemmende Wirkung des direkt auf das Hypokotyl auftreffenden Lichtes noch verstärkt. Da die Versuche mit Tageslicht ausgeführt wurden, so geben auch sie keinen zahlenmäßigen Ausdruck für die Abhängigkeit der Wachstumshemmung von der einwirkenden Lichtintensität bzw. Lichtmenge. Diese Beziehungen hat H. Jakobi (1911) für das der Haferkoleoptile ähnliche Keimblatt von Triticum vulgare sowie für Keimpflanzen von Phaseolus und Sinapis untersucht und ist dabei zu dem Resultat gekommen, daß geringe Lichtmengen, hervorgebracht entweder durch kurzdauernde Einwirkung einer Intensität von 100 M.-K. oder längere Einwirkung niederer Intensitäten unter 25 M.-K. fördernden Einfluß auf das Wachstum haben. Es wird später noch auf diese Arbeit zurückzukommen sein.

Methodik.

Sämtliche Beobachtungen sowie die Aufzucht der Versuchspflanzen wurden in einem vollkommen dunkeln Kellerraume des Instituts vorgenommen. Ein regulierbarer Gasofen ermöglichte es, die Temperatur des mit Korkwänden und Doppeltür versehenen Zimmers in allen Jahreszeiten zwischen 21° und 23° C zu halten; während der einzelnen Versuchsserien, also für die Dauer von etwa einer Woche, blieb die Temperatur, wie aus den Aufzeichnungen eines Thermographen hervorgeht, sehr konstant bis auf 0,5° C. Nur bei langdauernder oder intensiver Beleuchtung trat in dem engen Raume oft ein Steigen der Temperatur um $^1/_2$ bis 1° C ein; doch konnte durch leichtes Öffnen der Tür nach einem ebenfalls dunkeln Vorraume in den meisten Fällen auch hier eine gewisse Regulation erzielt werden. Um ferner die Luftfeuchtigkeit möglichst gleichmäßig zu halten,

waren flache Tongefäße mit Wasser aufgestellt, deren Inhalt stetig erneuert wurde.

Die Früchte des weißen Ligowo Hafers wurden eingequellt, in feuchtem Sägemehl zur Keimung gebracht und in kleine 12 cm hohe Glaszylinder, die mit einem Gemisch von $^2/_3$ Erde und $^1/_3$ Sand gefüllt waren, dicht am Rande eingepflanzt. Es wurde besonders darauf geachtet, daß die Medianebene der Frucht parallel zum Gefäßumfang stand, denn es zeigte sich, daß die Schmalseite der Koleoptile für die Beobachtung mit dem Horizontalmikroskop günstiger ist, als die Breitseite. Ferner wurden die Früchte mit den Spelzen eingepflanzt, da auf diese Weise sehr gerade wachsende Koleoptilen erhalten werden.

Die Messung der Zuwachsgrößen wurde je nach Art des Versuches auf verschiedene Weise vorgenommen. Für die Beobachtung des Wachstumsverlaufs in längeren Zwischenräumen von 6 oder 12 Stunden genügte das Anlegen eines Maßstabes an die Keimlinge, zumal hier stets Mittelwerte aus vielen Exemplaren berechnet wurden. Genauere Messungen, besonders wenn sie in kürzeren Abständen erfolgen sollen, können jedoch nur mit dem Horizontalmikroskop ausgeführt werden, da jede mechanische Vergrößerung des Zuwachses durch die notwendig mit ihr verbundene Beeinflussung der Pflanze schädigend wirken kann. Zur mikroskopischen Messung standen mir zwei Horizontalmikroskope mit Okularmikrometern zur Verfügung. Durch Verwendung verschiedener Objektive und durch Ausziehen des Okulartubus konnte die Vergrößerung für die einzelnen Untersuchungen beliebig variiert werden, so daß dem Abstand zweier Teilstriche im Okularmikrometer eine Strecke von 15, 30, 40, 50 oder 80 μ entsprach. Das Gesichtsfeld der Mikroskope wurde durch eine 5 M.-K. starke Metallfadenlampe mit Überbirne aus dunklem Rubinglas, wie sie als photographische Dunkelzimmerlampe vielfach im Gebrauch ist, so hell erleuchtet, daß sich die äußere Koleoptilspitze als scharfe Silhouette an der Okularskala abhob. Zum Ablesen der Uhr und zum Notieren der Beobachtungen diente eine zweite Birne aus Rubinglas; bei beiden Lampen hatte die spektroskopische Untersuchung ergeben, daß nur sehr wenig orange, bestimmt

aber keine grünen Strahlen mehr durchgelassen wurden. Sämtliche Versuche wurden auf einem in die Grundmauer des Instituts eingelassenen Steintisch ausgeführt, der von jeder geringsten Erschütterung frei war. Handelte es sich darum, ein sehr genaues Bild des Wachstumsverlaufs zu gewinnen, so wurde das Vorrücken der Koleoptilspitze an der Okularskala in kurzen Intervallen von 3 Minuten beobachtet; bei Messungen in längeren Zeiträumen konnte die Verlängerung der Koleoptile an der Millimeterteilung des Mikroskopstativs abgelesen werden.

I. Abschnitt.

Wachstumsverlauf unter konstanten Bedingungen.

1. Wachstum in Dunkelheit.

Die Koleoptile von Avena ist ein Organ von begrenzter Wachstumsbefähigung. Nach Erreichung einer je nach den Bedingungen recht verschiedenen Länge schließt sie mit dem Durchbruch des ersten Laubblattes ihr Wachstum ab. Den Wachstumsverlauf wie auch die Endlänge galt es zunächst einmal unter möglichst konstanten Außenbedingungen festzustellen. Zu dem Zweck genügten Messungen in Abständen von 12 Stunden, und sie konnten am besten in folgender Weise gleichzeitig an mehreren Exemplaren ausgeführt werden. Die Keimlinge waren am Rand einer größeren Glasschale eingepflanzt, die gut zentriert auf der horizontalen Scheibe eines Klinostaten festgekittet war. Durch Drehen der Scheibe mit der Hand gelangte ein Keimling nach dem andern in das Gesichtsfeld des Mikroskops. Seine Spitze wurde auf einen bestimmten Teilstrich des Okularmikrometers eingestellt und nun die Höhe des Mikroskoptubus an der mit Nonius versehenen Millimeterteilung des Stativs genau abgelesen; aus den Differenzen der einzelnen Ablesungen ergaben sich unmittelbar die Zuwachsgrößen. Die Messungen wurden morgens und abends 8 Uhr beim Licht der beiden roten Lampen vorgenommen, die

dann, um Erwärmung zu vermeiden, sofort wieder ausgedreht wurden; während der übrigen Zeit wurde das Dunkelzimmer nicht betreten. Auf diese Weise sind die in Tabelle 1 wiedergegebenen Werte erhalten worden, die aus 40 untereinander prinzipiell übereinstimmenden Beobachtungsreihen als Beispiele ausgewählt wurden.

Tabelle 1.

Große Periode des Wachstums unter konstanten Bedingungen. Die Temperatur stieg während der vier Tage langsam von 22,4° auf 22,8° C. Die Zahlen geben die Zuwachswerte in Millimeter für je 12 Stunden.

Keimling	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Nacht 8^h p. m. — 8^h a. m.	3,1	6,5	4,0							
Tag 8^h a. m. — 8^h p. m.	10,4	16,7	14,3	5,0	3,8	2,0	3,1	0,3	6,4	6,6
Nacht	**23,3**	**20,1**	**20,1**	13,4	15,5	15,6	11,2	2,9	18,8	15,4
Tag	17,1	11,4	16,1	**22,4**	**20,4**	**21,8**	**18,3**	11,3	**23,2**	**18,3**
Nacht	10,2	4,7	7,5	14,3	14,2	16,7	14,8	**15,5**	12,9	10,2
Tag	5,3	0,8	2,9	5,9	7,1	6,9	5,3	11,8	5,5	3,6
Nacht	0,5		0,6	1,3	0,7	1,9	0,9	5,5	0,9	0,5
Tag								1,9		

Wie man sieht, ist die Wachstumsgeschwindigkeit in der ersten Beobachtungsperiode sehr gering, steigt dann aber rasch und erreicht ihr Maximum etwa am zweiten Tage nach erfolgtem Auskeimen; darauf sinkt sie in ungefähr der gleichen Zeit wieder auf Null. Zu bemerken ist, daß bei diesen und allen folgenden Angaben über die Länge der Koleoptile der oberste Spelzenrand als Basis angenommen wurde.

2. Einfluß dauernder Beleuchtung auf den Wachstumsverlauf.

Schon bei oberflächlicher Beobachtung fällt es auf, daß die Koleoptile am Licht ihr Wachstum früher einstellt, und daß sie hier eine geringere Endlänge erreicht, als im Dunkeln. Um diesen Einfluß des Lichts auf das Koleoptilwachstum näher zu studieren, wurden folgende Versuche ausgeführt.

Von je zwei unter ganz gleichen Bedingungen angesetzten Haferkulturen wurde die eine vom Beginn des Koleoptilwachstums an senkrecht von oben mit je 1000, 100, 25 und 5 M.-K. belichtet, während die andere unter sonst möglichst übereinstimmenden Außenbedingungen dunkel gehalten wurde.

Die Messung der Zuwachsgrößen erfolgte in Intervallen von 12 Stunden durch Anlegen eines transparenten Maßstabes, da wegen der viel größeren Anzahl der Versuchspflanzen die mikroskopische Messung auf der Drehscheibe hier nicht durchzuführen war; selbstverständlich wurden die verdunkelten Keimlinge bei schwachem roten Licht gemessen. Es war bei diesen Versuchen nicht zu vermeiden, daß die Temperatur zwischen 19,6° und 21° C schwankte; da es sich aber um ziemlich grobe Messungen handelt, so dürfte dieser Umstand nicht störend in Betracht kommen.

Die Tabelle 2 enthält eine Zusammenstellung der Resultate; alle Zahlen sind Mittelwerte aus 15 bis 18 Exemplaren.

Tabelle 2.

Wachstumsverlauf von Haferkoleoptilen unter dem Einfluß verschiedener Lichtintensitäten im Vergleich zu dunkel gehaltenen Keimlingen.

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Intensität	5 M.-K.		25 M.-K.		100 M.-K.		1000 M.-K.	
	Belichtet	Dunkel	Belichtet	Dunkel	Belichtet	Dunkel	Belichtet	Dunkel
Anfangslänge	6,5	6,8	8,3	7,9	5,3	5,6	3,2	3,2
1. Zuwachs Tag	9,3	9,2	7,9	7,8	Nacht 5,1	8,0	6,9	7,3
2. „ Nacht	12,0	11,9	12,6	12,3	Tag 12,8	14,6	13,8	13,8
3. „ Tag	13,4	13,9	14,6	14,5	Nacht **17,6**	18,3	**16,5**	15,7
4. „ Nacht	**13,9**	**14,2**	**15,3**	**16,8**	Tag 14,6	**20,8**	9,2	**17,9**
5. „ Tag	8,5	12,5	7,8	14,4	Nacht 8,6	11,0	2,1	11,3
6. „ Nacht	3,9	8,3	1,9	8,5	Tag 2,5	6,9		9,9
7. „ Tag	0,8	3,2		2,3	Nacht	2,4		3,4
8. „ Nacht		1,1		0,8	Tag	0,9		1,2
Endlänge . . .	68,3	81,1	68,4	85,3	66,5	88,5	51,7	83,7
Relative Werte	84,2	100	80,2	100	75,1	100	61,7	100
Differenz . . .	**15,8**		**19,8**		**24,9**		**38,3**	

Wir sehen daraus, daß auch am Licht genau wie im Dunkeln die große Periode des Wachstums deutlich hervortritt. Das Maximum der Wachstumsgeschwindigkeit liegt bei den mit schwachen Intensitäten von 5 und 25 M.-K. belichteten Kulturen im gleichen Beobachtungsintervall, dem vierten Halbtag, wie bei den zugehörigen Dunkelkulturen, und die bis dahin erzielte Gesamtzuwachsgröße ist in beiden Fällen nahezu die gleiche:

5 M.-K. Zuwachs 48,6 mm (Belichtet) gegen 49,2 mm (Dunkel)
25 „ „ 50,4 „ „ „ 51,4 „ „

Nach Überschreiten des Maximums tritt bei den Lichtpflanzen eine stärkere Verminderung der Wachstumsgeschwindigkeit ein als bei den Dunkelpflanzen; während die belichteten Keimlinge in 3×12 bzw. 2×12 Stunden nur noch eine Verlängerung um 13,2 und 9,7 mm erfahren, wachsen die Dunkelpflanzen 4×12 Stunden weiter und lassen in dieser Zeit einen Gesamtzuwachs von 25,1 und 26,0 mm erkennen.

Bei den höheren Intensitäten von 100 und 1000 M.-K. verläuft das Wachstum nur noch in den ersten 3×12 Stunden annähernd ebenso wie bei den dunkel gehaltenen Keimlingen. Damit ist bei den beleuchteten Pflanzen das Maximum schon erreicht und es beginnt nun ein rascher Abfall auf Null in 3×12 bzw. 2×12 Stunden. Die Dunkelpflanzen aber zeigen hier natürlich das gleiche Verhalten wie bei den eben beschriebenen Versuchen mit niederen Intensitäten. Das Maximum der Wachstumsgeschwindigkeit fällt bei ihnen auf den vierten Halbtag, und der absteigende Ast der Zuwachskurve umfaßt ebenfalls 4×12 Stunden. Je höher demnach die einwirkende Lichtintensität ist, desto früher und desto stärker setzt ihre hemmende Wirkung ein.

Besonders auffallend macht sich der Erfolg der Belichtung in der Endlänge der Koleoptile geltend. Da die in Tabelle 2 zusammengestellten vier Versuche nicht unter vollständig gleichen Außenbedingungen ausgeführt werden konnten, sondern Übereinstimmung dieser Faktoren bestimmt nur in bezug auf Licht- und Dunkelkultur eines Versuchs herrschte, so sind die Werte für die mittlere Länge der Dunkelkeimlinge untereinander etwas verschieden (81,1; 85,3; 88,5; 83,7). Berechnen wir aber die mittleren Längen der Lichtpflanzen auf einen übereinstimmenden Wert für die Dunkelpflanzen, z. B. 100, so tritt, wie die beiden untersten Querspalten der Tabelle 2 zeigen, die mit steigender Intensität zunehmend verkürzende Wirkung des Lichts klar hervor. (Die Verkürzung beträgt für 5 M.-K. 15,8, für 25 M.-K. 19,8, für 100 M.-K. 24,9 und für 1000 M.-K. 38,3 %.)

3. Einfluß der Temperatur auf das Wachstum der Koleoptile.

Neben dem Licht ist es vor allem die Temperatur, welche bestimmenden Einfluß auf Wachstumsverlauf und Endlänge der Koleoptile besitzt. Wie unter der Wirkung des Lichts das Koleoptilwachstum eher zum Abschluß kommt als im Dunkeln, so hat auch höhere Temperatur den Erfolg, daß die Koleoptile früher ihr Wachstum einstellt und eine geringere Länge erreicht, als in niederer Temperatur, wo die Wachstumsgeschwindigkeit zwar vermindert wird, die Wachstumsdauer aber eine sehr viel längere sein kann.

Über den Einfluß der Temperatur auf den Gang des Wachstums wurden nur einige orientierende Beobachtungen angestellt; die Versuchsmethode war hierbei die gleiche wie bei den Beobachtungen über die Wirkung verschiedener Lichtintensitäten. Von zwei möglichst übereinstimmenden Kulturen kam die eine sofort nach Beginn der Keimung in einen kühlen, vollkommen dunkeln Kellerraum, in dem die Temperatur während der Dauer des Versuchs bis auf wenige Zehntel Grade konstant blieb und im Mittel $15{,}3^0$ C betrug. Die andere Kultur wurde zur gleichen Zeit in einen ebenfalls dunkeln Thermostaten gebracht, dessen Temperatur sich zwischen $32{,}1^0$ und $32{,}6^0$ C hielt. Alle 12 Stunden wurden die Pflanzen bei rotem Licht gemessen und zwar auch hier durch Anlegen des Maßstabes, und die mittlere Zuwachsgröße aus den ca. 20 Keimlingen berechnet. Wie die in Tabelle 3 angeführten Messungen zeigen, beginnt bei den in niederer Temperatur befindlichen Koleoptilen ein lebhafteres Wachstum erst zu einer Zeit, in der bei den auf höherer Temperatur gehaltenen Keimlingen das Wachstumsmaximum schon überschritten ist. Ferner ist hier die ganze Zuwachskurve flacher, ohne ein so hohes Maximum wie bei den stärker erwärmten Keimlingen. Dafür dauert in niederer Temperatur das Wachstum viel länger, so daß hier doch eine bedeutend größere Endlänge erreicht wird als in hoher Temperatur.

Weitere Beobachtungen dieser Art wurden nicht ausgeführt und zwar aus folgendem Grunde. Wie die oben geschilderten Versuche (s. Tab. 3, S. 202) über den Einfluß des Lichts gezeigt

Tabelle 3.

Wachstumsverlauf von Avena-Koleoptilen in verschiedener Temperatur. Beide Kulturen A und B wurden zu gleicher Zeit angepflanzt; A kam in einen Thermostaten von 32,3° C, B in einen Raum von 15,3° C. Die Zahlen sind Mittelwerte aus 18 bis 20 Exemplaren.

Anfangslänge	A = 4,3					B = 8,5								
Zuwachsgrößen in je 12 Std.	A = 12,1	16,3	10,5	6,4	1,1									
	B =			8,1	8,8	9,3	10,4	11,7	10,6	8,3	8,1	6,8	6,5	3,2	2,8	1,4
Endlänge	A = 50,7													
	B = 104,5													

haben, besitzen wir in der Endlänge der Koleoptile ein sehr gutes Maß für die Wirkung des Lichts auf das Wachstum dieses Organs; und es ergab sich aus gelegentlichen Beobachtungen, daß auch schon geringere Unterschiede in der Temperatur durch verschiedene Längen der Koleoptile zum Ausdruck gebracht werden. Die Messung der Endlänge allein ist aber sehr viel bequemer und weniger zeitraubend, da zu diesem Zweck die ausgewachsene Koleoptile abgeschnitten und an den Maßstab angelegt werden kann und damit jede Störung des Wachstumsverlaufs durch Messen der Keimlinge mittels Maßstabes während ihres Wachstums vermieden wird. Ferner erhält man auf diese Weise sichere Mittelwerte, da die Messung abgeschnittener Koleoptilen sehr genau und schnell auszuführen ist und aus diesem Grunde eine große Anzahl von Keimlingen zum Versuch verwendet werden kann. Gerade dieser Umstand ist aber ganz besonders wichtig, weil hierdurch die bedeutenden individuellen Eigentümlichkeiten eliminiert werden, die auf das Resultat von recht störendem Einfluß sein können.

Die angestellten Versuche erstrecken sich auf Temperaturen von 7° bis 45° C. Nachdem die Pflanzen vom Beginn der Keimung bis zum Durchbruch des ersten Laubblattes durch die Koleoptile in der untersuchten Temperatur gelassen waren, wurde die Koleoptile auf der Höhe der Samenkornspitze mit einem Skalpell abgeschnitten und ihre Länge bestimmt. Da beim Einpflanzen stets sorgfältig Früchte mit gleich weit entwickelten Keimwürzelchen ausgesucht wurden und die Anzahl der Keimlinge für jeden Versuch etwa 35 bis 50 betrug, so

Tabelle 4.

Einfluß verschiedener konstanter Temperaturen auf Endlänge und Wachstumsdauer der Koleoptile.

Temperatur ° C	7,5	8,4	10,2	12,8	14,0	20,1	20,2	25,5	29,8	33,3	33,4	34,0	35,1	42,0
Endlänge in mm	117,1	120,8	131,4	150,3	122,0	99,4	94,6	75,6	59,7	45,8	45,1	38,0	35,7	0
Wachstumsdauer in Tagen	ca. 30	ca. 17	ca. 14	ca. 13	ca. 9	5	5	4	$3^1/_2$	3	3	3	$2^1/_2$	0

dürfte den erhaltenen Mittelwerten wohl so viel Genauigkeit zukommen, daß die für die einzelnen Temperaturen gefundenen Koleoptillängen untereinander vergleichbar sind, obwohl sich die Versuche über mehrere Jahreszeiten ausdehnten und das Samenmaterial einige Male erneuert werden mußte.

Die Temperaturen unter 20° C stellten sich im Laufe des Jahres in einem dunkeln Kellerraume von selbst ein. Da bei den niedersten untersuchten Temperaturen (7° bis 10° C) oft recht lange Zeit verstrich, bis die Koleoptilen ausgewachsen waren, so sind hier die Angaben für die Temperatur (Tabelle 4) Mittelwerte aus täglichen Aufzeichnungen; doch gingen die Änderungen der Temperatur immer sehr langsam und stetig vor sich, so daß ein in diesem Raume öfters aufgestellter Thermograph im Laufe einer Woche eine vollkommen gerade, wenig je nach der Jahreszeit auf- oder absteigende Linie aufzeichnete. Zur Erzielung konstanter Temperaturen über 20° C dienten zwei durch Gasflammen geheizte Zinkblechthermostaten mit Wasserfüllung.

In Tabelle 4 sind die bei verschiedenen Temperaturen gefundenen Endlängen der Haferkoleoptile und die zugehörigen Wachstumszeiten zusammengestellt. Wir bemerken, daß mit steigender Temperatur die Länge der Koleoptile im allgemeinen abnimmt, daß also die Wärme, ebenso wie das Licht, um so stärker verkürzend wirkt, je höher ihre Intensität ist. Es stellte sich die Abhängigkeit der Koleoptillänge vom Licht, soweit wir dessen Wirkung untersuchten, graphisch in einer einseitig abfallenden Kurve dar, deren Abszisse die Lichtintensitäten angibt und deren größte Ordinate, da sie dem Wert der Koleoptillänge in Dunkelheit entspricht, über dem Nullpunkt der

Abszissenachse errichtet werden muß. Einige der Tabelle 2, S. 199, entnommene Zahlen mögen dies veranschaulichen:

Intensität	0	5	25	100	1000 M.-K.
Koleoptillänge . .	100	84,2	80,2	75,1	61,7 mm

Im Gegensatz hierzu besitzt die aus Tabelle 4 zu entnehmende Kurve über den Einfluß der Temperatur auf die Endlänge der Koleoptile ein Maximum, das allerdings schon bei der auffallend niederen Temperatur von etwa 13° C erreicht wird. Der Vergleich zwischen dem Einfluß des Lichts und dem der Temperatur ist demnach in diesem Falle nicht vollständig durchzuführen, doch ist eine übereinstimmende und selbst eine ergänzende Wirkung von Licht und Temperatur schon mehrfach bei physiologischen Prozessen, besonders bei Keimungs- und Wachstumsvorgängen, festgestellt worden (vgl. z. B. Lehmann 1912, Gräntz 1898).

Die Frage nach der Ursache dieser außergewöhnlich tiefen Lage des Temperaturoptimums wäre einer besonderen Untersuchung wert. Hier mag nur erwähnt sein, daß in der Hauptsache wohl zwei Gründe für diese Erscheinung in Betracht kommen dürften. Einmal ist es sehr gut denkbar, daß bei den infraoptimalen Temperaturen Ernährungseinflüsse von maßgebender Bedeutung sind, etwa derart, daß die Reservestoffe der ja stets etiolierten Keimlinge im Laufe des über 15 bis 30 Tage sich hinziehenden, langsamen Wachstums veratmet werden, ehe sie in normaler Weise zum Aufbau der ersten Blätter verwendet werden können. Andererseits wäre es leicht möglich, daß korrelative Beziehungen zwischen dem primären Laubblatt und der Koleoptile hier eine Rolle spielen, indem das Wachstum des Laubblattes durch niedere Temperatur weniger verlangsamt wird als das der Koleoptile, und deshalb der Durchbruch des Blattes durch die Koleoptile und damit das Ende des Koleoptilwachstums relativ früher erfolgt. Zu entscheiden, ob eine dieser Vermutungen der Wirklichkeit entspricht, bleibt späteren Untersuchungen vorbehalten.

Zusammenfassung.

Die im Abschnitt I geschilderten Versuche über das Wachstum der Koleoptile unter konstanten Bedingungen haben folgendes ergeben:

1. In vollkommener Dunkelheit und bei einer Temperatur von 22 bis 23° C wird das Wachstum der Koleoptile in 4 bis 5 Tagen vollendet. Die große Periode des Wachstums tritt während dieser Zeit sehr deutlich hervor.

2. Durch Belichtung wird die Wachstumsdauer verkürzt, und zwar um so stärker, je höher die einwirkende Lichtintensität ist. Die große Periode tritt auch im Licht hervor, doch ist das Maximum geringer, und es folgt ein rascherer Absturz der Wachstumsgeschwindigkeit als im Dunkeln. Ferner erreicht die Koleoptile unter dem Einfluß des Lichts eine geringere Endlänge als in Dunkelheit, und auch dieser Erfolg der Beleuchtung ist mit zunehmender Lichtintensität ein stärkerer.

3. Der Einfluß verschiedener Temperaturen macht sich im Wachstumsverlauf dahin geltend, daß in höherer Temperatur die Wachstumsgeschwindigkeit größer, die Wachstumsdauer aber bedeutend geringer ist, als in niederer Temperatur. Die Endlänge der Koleoptile ist in tiefer Temperatur am größten; mit steigender Temperatur nimmt sie zuerst wenig zu bis zu einer auffallend tiefen Optimaltemperatur, dann aber dauernd ab.

II. Abschnitt.

Einfluß des Lichtwechsels auf das Wachstum der Koleoptile.

Es wurde schon in der Einleitung erwähnt, daß in sämtlichen älteren Arbeiten über den Einfluß des Lichts auf das Wachstum die Beobachtungen und Messungen nur in längeren Zwischenräumen und oft auch mit wenig genauen Apparaten vorgenommen wurden. Nur damit ist es zu erklären, daß keiner dieser Forscher auf die Folgen des Lichtwechsels selbst aufmerksam geworden ist. Es wird aber im folgenden gezeigt werden, daß ein plötzlicher Lichtwechsel starke und nachhaltige Wirkungen auf die Wachstumsvorgänge der Koleoptile ausübt, die in einer ganz ausgeprägten Reizreaktion zum Ausdruck kommen.

Um den Einfluß des Lichtwechsels zu untersuchen, war es nötig, den Verlauf des Koleoptilwachstums in kürzeren Intervallen zu verfolgen. Nach einigen Vorversuchen ergab sich, daß ein Zwischenraum von je drei Minuten hierbei am günstigsten war; bei noch geringeren Intervallen wirkten die kleinen »stoßweisen Änderungen des Wachstums« störend, bei längeren Zwischenräumen war das Bild des Wachstumsverlaufs natürlich weniger genau. Aus der Feststellung der großen Periode folgt, daß unter konstanten äußeren Bedingungen die Zuwachsgrößen pro Zeiteinheit erst zu- dann wieder abnehmen (vgl. S. 198 und Tabelle 1). Will man nun den Einfluß eines Außenfaktors auf das Wachstum, besonders wenn dieser Einfluß nur ein vorübergehender ist, studieren, so wird man auf solche autonome Veränderungen der Wachstumsgeschwindigkeit besondere Rücksicht zu nehmen haben. Es war demnach notwendig, die mikroskopische Beobachtung nicht auf längere Zeit auszudehnen, da sonst die aus inneren Ursachen erfolgende Zu- oder Abnahme der Wachstumsintensität störend eingreifen mußte; ferner war es am besten die Zeit des Optimums der großen Periode zur Beobachtung zu wählen, wo also das Wachstum am raschesten verläuft und irgendwelche Veränderungen seiner Geschwindigkeit am deutlichsten sein werden.

In welcher Weise die Zu- und Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit und das Stadium des intensivsten Wachstums mit der Länge der Koleoptile zusammenhängen, bringen die Zahlen der Tabelle 5 zum Ausdruck. Alle hier angeführten

Tabelle 5.

Änderung der Zuwachsgröße bei zunehmendem Alter der Koleoptile; gemessen in Dunkelheit und bei einer mittleren Temperatur von 22° C.

Länge der Koleoptile in mm	14	17	20	22	24	29	33	65	80
Mittlere Zuwachsgröße in μ pro 3 Minuten	41	54	67	71	76	80	83	79	59

Zuwachsgrößen sind in μ umgerechnete Mittelwerte aus je etwa 10 in Intervallen von 3 Minuten ausgeführten Beobachtungen. Dazu dienten die beiden Horizontalmikroskope, deren Vergrößerung 30 und 40, in einigen Fällen auch 50 μ pro Teil-

strich der Okularmikrometerskala betrug. Es muß erwähnt werden, daß die in Tabelle 5 zusammengestellten Beobachtungen nicht an einem einzigen Keimling gemacht sind, sondern aus mehreren Versuchsreihen stammen. Wie man sieht, findet sich das lebhafteste Wachstum bei einer Länge von 30 bis 60 mm. Da jedoch Keimpflanzen von über 30 mm Länge fast stets die bei mikroskopischer Beobachtungen so überaus störenden Nutationsbewegungen ausführen, so wurden zu den folgenden Versuchen nur vollkommen gerade Koleoptilen von etwa 15 bis 25 mm Länge verwendet. Bei diesen war der Gang des Wachstums für die Dauer von nicht mehr als drei Stunden ein genügend gleichmäßiger, falls die äußeren Bedingungen ganz konstant blieben. Das mögen die Zahlen der Tabelle 6 be-

Tabelle 6.

Wachstumsverlauf einer Koleoptile unter konstanten äußeren Bedingungen; die Zahlen bedeuten Zuwachsgrößen in μ pro 3 Minuten.

68	66	66	66	66	66	66	66	68	66
64	68	72	76	68	70	64	60	60	60
60	60	60	60	62	60	60	60	60	

weisen, die den längere Zeit unter konstanten Bedingungen verfolgten Wachstumsverlauf einer Haferkoleoptile darstellen. Stets wurde der ausgewählte Keimling 4 bis 6 Stunden vor Beginn des Versuchs aus dem mit Doppeltür versehenen Dunkelschrank des Versuchsraumes auf den Beobachtungstisch gebracht. Die schwache rote Lampe zur Erhellung des Gesichtsfeldes der Mikroskope brannte von diesem Augenblick an bis zur Beendigung des Versuches dauernd. Daß ihr Licht nicht ganz ohne Einfluß auf das Wachstum war, darauf wird später (S. 248 ff.) noch näher einzugehen sein, doch zog ich diese ständige Einwirkung des roten Lichts einem oft wiederholten An- und Abdrehen der Lampe beim Ablesen der Mikrometerskala vor, da ich mir sagte, daß ein solcher intermittierender Lichtreiz von stärkerem Einfluß auf die Gleichmäßigkeit des Wachstums sein müsse als ein konstant einwirkender. Jedem Versuch ging eine etwa halbstündige Beobachtung des Wachstumsverlaufs unter konstanten Bedingungen, also unter der alleinigen Wirkung der roten Beobachtungslampe, voraus. Erst wenn diese Voruntersuchung ergeben hatte, daß der Gang des

Wachstums genügend gleichmäßig war, wurde die Belichtung bzw. Verdunkelung vorgenommen, und ihr Einfluß auf den Wachstumsverlauf während einer Dauer von 1 bis 3 Stunden beobachtet.

1. Wirkung plötzlicher Beleuchtung.

A. Kurze Lichtwirkungen.

a) Von mittlerer Intensität (100 M.-K.).

Um die bei plötzlichem Lichteinfall auftretenden Veränderungen im Gang des Wachstums anschaulich zu machen, wird es am besten sein, zunächst einen einzelnen Versuch genauer

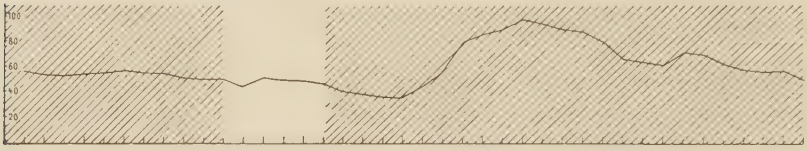

Fig. 1. Wirkung vertikaler Belichtung von 100 M.-K. Intensität und 15 Minuten Dauer auf das Wachstum einer Koleoptile. Die Abszisse ist in Abschnitte von 3 Minuten eingeteilt; die Ordinaten stellen die einzelnen Zuwachswerte in μ dar. Die schraffierten Räume bedeuten Dunkelheit. (Tabelle 8, Vers. 16.)

zu schildern. Die Fig. 1 gibt die bei diesem Versuch gemachten Beobachtungen in graphischer Darstellung wieder; in Tabelle 7 sind die in μ umgerechneten Zuwachsgrößen noch besonders angeführt.

Tabelle 7.

Zuwachsgrößen des in Fig. 1 dargestellten Versuchs in μ pro 3 Minuten.

56	58	60	60	60	58	60	56	54	54	56
56	58	56	52	51	52	Licht an!		46	52	50
50	48	Licht aus!		42	40	38	38	46	58	80
86	90	**98**	**94**	90	88	80	66	64	62	72
70	62	58	56	58	52	54	60	58		

Wie der Verlauf der Kurve zeigt, war der Gang des Wachstums vor Beginn der Lichtwirkung ein nicht ganz regelmäßiger, sondern er schwankte ziemlich stark zwischen 50 und 60 μ in der Zeiteinheit. Aus dem Protokoll des Versuchs geht hervor, daß die Ursache dieser Inkonstanz in einer leichten Rückwärtskrümmung zu suchen ist, die jedoch rasch wieder zurückging. Sobald dies geschehen war und die Zuwachsbe-

wegung wieder Gleichmäßigkeit zeigte, wurde zur Belichtung geschritten, und zwar erfolgte diese stets genau senkrecht von oben, in diesem Falle mit einer hundertkerzigen Wotan-Metallfadenlampe mit Emailschirm. Während der 15 Minuten dauernden Belichtung ging die Wachstumsgeschwindigkeit noch nicht nennenswert unter ihren früheren mittleren Wert herunter. Die plötzliche Senkung der Kurve zu Beginn der Lichtwirkung hat rein individuellen Charakter; sie wurde in anderen Versuchen nicht übereinstimmend gefunden und bedarf deshalb keiner weiteren Besprechung.

Sofort nach Aufhören der Belichtung begann jedoch ein Fallen der Wachstumskurve, das nach 9 Minuten (24 Minuten vom Beginn der Lichtwirkung an gerechnet) zu einem Minimum führte, in welchem die Zuwachsgrößen eine Verringerung um 25 bis 30 % ihres früheren Wertes erkennen ließen. Es folgte nun eine rasche und sehr bedeutende Zunahme der Wachstumsintensität, die in weiteren 21 Minuten auf einen Maximalwert anstieg, der die vor der Belichtung beobachtete Wachstumsgeschwindigkeit um etwa 80 % übertraf. Dieser höchste Punkt der Kurve wurde 45 Minuten nach Anfang der Belichtung erreicht. Hierauf setzte ein fast ebenso rasches, von mehrfachem erneutem Ansteigen unterbrochenes Sinken der Zuwachskurve ein, die nach 42 Minuten, vom Maximum gerechnet, vorübergehend ihre anfängliche Höhe erreichte, am Schlusse der Beobachtung jedoch ein nochmaliges Ansteigen zeigte. Die Wirkung einer 15 Minuten dauernden Belichtung mit 100 M.-K. auf den Wachstumsverlauf der Koleoptile kommt, also in einer deutlichen Hemmung und darauffolgenden, aber sehr viel stärkeren Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit, zum Ausdruck.

Um zunächst den Einfluß der Belichtungszeit auf Stärke und Ausdehnung dieser Reaktion zu studieren, wurden weitere Versuche mit der gleichen Intensität von 100 M.-K. angestellt. Diese Versuche, in denen die Dauer der Beleuchtung 1, 3, 9, 15 und 60 Minuten betrug, ergaben im Prinzip nichts neues (vgl. die Zusammenstellung in Tabelle 8 [s. S. 210 u. 211] Versuche 10 bis 17). Stets traten die gleichen Änderungen des Wachstumsverlaufs, wie sie soeben geschildert wurden, auf, und bei graphischer

Tabelle 8.

Nummer	Lichtintensität in M.-K.	Belichtungsdauer	Zuwachsgrößen in Mikren für je 3 Minuten ↓ Beleuchtung beginnt ↑ Verdunklung
1	5 M.-K.	5 Sek.	48 48 44 44 44 44 ↕ 48 48 48 48 48 56
2	5 „	5 „	72 69 72 75 72 72 75 ↕ 75 72 72 66 72 75
3	5 „	3 Min.	64 64 64 66 66 62 62 ↓ 64 ↑ 66 66 68 70 68
4	5 „	3 „	74 72 74 74 74 74 ↓ 76 ↑ 84 74 82 82 82
5	16 „	3 „	50 48 50 50 50 50 50 ↓ 50 ↑ 50 52 52 52 48
6	16 „	3 „	48 48 50 48 46 40 40 40 40 38 36 ↓ 36 ↑ 32 34 32 34 30
7	16 „	3 „	58 56 56 58 56 54 56 58 ↓ 62 ↑ 70 70 62 58 56
8	16 „	3 „	72 70 68 68 68 70 76 72 ↓ 76 ↑ 80 88 80 74 66
9	64 „	1 „	72 72 74 68 70 70 74 ↕ 72 74 72 66 64 *54*
10	100 „	1 „	44 42 48 48 48 48 ↕ 46 42 38 32 34 *26*
11	100 „	1 „	74 72 76 76 76 74 ↕ 72 68 66 58 58 58
12	100 „	1 „	53 55 55 55 53 55 ↕ 50 46 46 *44 41* 57
13	100 „	3 „	72 68 70 64 60 60 60 60 60 60 60 60 ↓ 60 ↑ 60 60 60 46 38
14	100 „	9 „	40 40 40 40 44 48 44 46 46 ↓ 46 51 48 ↑ 48 48
15	100 „	9 „	68 72 74 74 78 80 80 80 76 76 74 70 ↓ 64 64 70 ↑ 64 60
16	100 „	15 „	58 60 56 54 54 56 56 58 56 52 51 52 ↓ 46 52 50 50 48 ↑
17	100 „	60 „	70 70 70 64 66 ↓ 70 64 64 48 44

Tabelle 8 (Fortsetzung).

Zuwachsgrößen in Mikren für je 3 Minuten ↑ Verdunklung

48 48 48 52 52 48 48 48 44 44 44 40 40 40 40 40 40 40 42

78 78 75 72 78 75 72 69 69 69 69 66 66 66 66 69 66 69 66 69 69 72 69

64 64 64 58 62 66 70 74 68 66 58 68 64 66

70 74 74 78 76 72 66 64 70 76 74 70 70 66 76 74 80 78 82

46 46 50 50 50 **54 54 56** 52 48 44 44 44 42 42
46 50 48 40 54 50 48 46 56 62 62 56 68 66

36 38 46 46 44 44 42 38 34 30 32 36 38 36 40 44 48 56 60 64 62 60 52 44 46 50 52 64
60 56 64 64 64 64 58 56 58 60 68 62 60 58 60

48 46 54 64 68 62 **72 70 70** 62 60 60 60 58 62 64 66 60 58 60 60 62 66 64 58 60 66 64

60 60 58 66 **68 76 72** 68 66 70 68 78 72 66 64 64 68 68 64 64

48 70 **84 84 84** 72 66 60 64 68 68 76 74 62 62 64 64

---

26 32 36 **52 60 48** 46 42 38 38 44 46

56 62 **86 90 84** 76 76 84 80 74 78 74 68 68 72

53 **66 57** 51 55 51 53 55 53 53 59 61 61 55

34 30 48 64 **82 82 76** 72 58 50 44 52 50 46 40 42 44 40 36 36 42 46 50 52 52 56 56 48
46 44 38 32 40 42 44 48 54 54 52 48

42 42 37 *35 31* 39 59 66 **70 75 68** 59 57 51 55 55 61 57 59 55 51 51

60 58 *50 54* 74 **86 100 92 88** 78 82 84 86 82 88 86 86 92 88 88 82 86

42 40 *38 38* 46 58 80 86 **90 98 94 90** 88 80 66 64 62 72 70 62 58 56 58 52 54 60 58

44 40 *34 36* 52 62 70 **80 86 80** 74 64 68 68 70 ↑ 68 78 76 70 72 68 70 72 74 80 82 74
72 72 68 66

Darstellung der Beobachtungen ergab sich übereinstimmend das typische Kurvenbild der Fig. 1 mit nur unwesentlichen Abweichungen quantitativer Art. Deutlich war ein Schwächerwerden der Reaktion mit abnehmender Belichtungszeit zu erkennen, dessen Ursache wir ohne Zweifel in der abnehmenden Lichtmenge zu suchen haben. Während wir in dem eben dargestellten Versuch bei 15 Minuten dauernder Beleuchtung eine Lichtmenge von 90000 M.-K.-S. anwendeten, beträgt die Lichtmenge bei einer Belichtung von 1 Minute Dauer nur 6000 M.-K.-S.

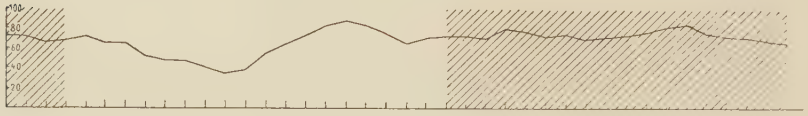

Fig. 2.

Dagegen nimmt die Stärke der Reaktion bei längerer Belichtung nicht in gleichem Maße zu, wie der Versuch mit einstündiger Belichtung von 100 M.-K. Stärke (360000 M.-K.-S.) lehrt (s. Fig. 2 u. Tabelle 8, No. 17). Dieser Versuch ist ganz besonders interessant dadurch, daß sich hier die ganze Reaktion während der Lichtwirkung abspielt, daß vor allem auch die auf die anfängliche Hemmung folgende Steigerung der Wachstumsintensität trotz der fortdauernden Beleuchtung in vollem Umfang stattfindet. Auf diese auffallende Tatsache wird später noch näher einzugehen sein (vgl. S. 222ff.). Da in den bisher angeführten Versuchen mit kürzeren Belichtungszeiten die Reaktion erst in der auf die Belichtung folgenden Wiederverdunkelung beginnt, so könnte man aus diesen Versuchen allein auch den Schluß ziehen, daß die anfängliche Wachstumshemmung von der Belichtung, die nachfolgende Steigerung von der wiedereintretenden Dunkelheit hervorgerufen werde, daß also die ganze Reaktion nur eine kombinierte Wirkung der abwechselnden Beleuchtung und Verdunkelung sei. Diese Auffassung ist nach dem eben geschilderten Ergebnis des Versuchs mit einstündiger Belichtung ganz unhaltbar. Es kann hiernach als unbedingt sicher gelten, daß die in allen Ver-

suchen gleichmäßig auftretende Verminderung und darauffolgende Förderung des Wachstums eine Reaktion der Pflanze auf den durch plötzlichen Lichteinfall erzeugten Reiz darstellt, die sich etwa mit den bekannten Schreckbewegungen vergleichen ließe.

Den weiteren Beweis für diese Behauptung liefert ein Vergleich der Lage von Minimum und Maximum in den verschiedenen Versuchen, der eine bemerkenswerte zeitliche Übereinstimmung dieser beiden hervortretendsten Kurvenpunkte erkennen läßt, wenn man vom Beginn der Lichtwirkung ausgeht. Das Minimum (Tabelle 8: Zahlen in *Kursivdruck!*) tritt bei 6 Versuchen etwa 21 bis 24 Minuten nach diesem Zeitpunkt ein und nur in zwei Fällen ist diese Zahl etwas geringer oder höher (vgl. Tabelle 8). Weniger Gleichmäßigkeit herrscht bei der Lage des Maximums (Tabelle 8: Zahlen in **Fettdruck**), die zwischen 30 und 45 Minuten nach Eintreten des Lichtreizes variiert, doch ist auch hier die Abhängigkeit vom Beginn der Beleuchtung, nicht etwa vom Beginn der Wiederverdunkelung ganz unverkennbar.

b) Wirkung von Lichtintensitäten unter 100 M.-K.

In den folgenden Versuchen wurde der Einfluß niederer Intensität und geringer Lichtmengen untersucht, um die untere Grenze der Reizwirkung des Lichts auf den Wachstumsverlauf festzustellen. Mit den üblichen Metallfadenbirnen konnten Lichtstärken von 64, 16 und 5 M.-K. erzielt werden; weitere Verminderung der Intensität erwies sich als zwecklos. Wie in den früheren Versuchen, so erfolgte auch hier die Belichtung genau senkrecht von oben; dadurch wurde erreicht, daß die Koleoptile nun besonders gerade wurde und ohne die im Dunkeln so störenden autonomen Krümmungen weiter wuchs. Es muß aber beachtet werden, daß bei dieser Art der Belichtung am allerwenigsten Lichtstrahlen auf den Keimling auftreffen. — In Tabelle 8, Versuch 1—9 sind die Beobachtungen über die Wirkung geringer Lichtmengen zusammengestellt. Es ist daraus zu ersehen, daß eine Belichtung mit 64 M.-K. und von 1 Minute Dauer (3840 M.-K.-S.) die bekannte Reaktion in ihrer typischen Form hervorruft. Bei weiterer Verringerung der Licht-

menge auf 2880 M.-K.-S. (16 M.-K. und 3 Minuten Dauer) wird das Resultat schon unsicher, denn von den vier hierüber angestellten Versuchen lassen nur zwei die Reaktion einigermaßen deutlich erkennen. Diese rasche Abnahme der Reaktionsstärke bei nur geringer Abnahme der Lichtmenge läßt vermuten, daß bei niederen Lichtintensitäten weniger die Lichtmenge als die Lichtintensität maßgebend für die Stärke der Reaktion ist, denn die letztere wurde um 75, die erstere nur um 25% vermindert. (Intensitäten: 64:16; Lichtmengen: 3840:2880.) Eine Belichtung mit 5 M.-K. und von 3 Minuten Dauer (900 M.-K.-S.) hatte noch weniger sicheren Erfolg. Die nach diesen Beobachtungen konstruierten Wachstumskurven zeigen zwar nach der Lichtwirkung einen etwas weniger gleichmäßigen Verlauf als vorher, irgendeine Übereinstimmung ihrer Maxima und Minima untereinander oder mit denen der anderen Kurven ist aber nicht vorhanden. Sehr geringe Lichtmengen von nur 25 M.-K.-S. (5 M.-K. und 5 Sekunden Dauer) lassen endlich irgendeine Beeinflussung des Wachstumsverlaufs überhaupt nicht mehr erkennen, so daß weitere Versuche mit solchen und noch geringeren Lichtmengen, durch die bekanntlich phototropische Krümmungen schon induziert werden, nicht ausgeführt wurden. (Für alle Angaben vgl. Tabelle 8.)

c) Wirkung von Intensitäten über 100 M.-K.

Während eine untere Grenze für die Reizwirkung des Lichts bei etwa 16 M.-K. und 3 Minuten Belichtungszeit leicht gefunden werden konnte, war die Untersuchung sehr hoher Intensitäten mit manchen experimentellen Schwierigkeiten verknüpft, von denen die Wärmestrahlung der Lichtquellen die unangenehmste war. Für Lichtstärken bis 1000 M.-K. genügte die hundertkerzige Wotan-Metallfadenbirne, die in entsprechend geringeren Abstand vom Keimling gebracht wurde. Zur Erzielung höherer Intensitäten diente eine Nernstlampe, deren Licht bei Wechselstrom von 3 Amp. und 110 Volt zu 170 N.-K. bestimmt wurde. Ferner stand mir eine Leitzsche Liliput-Bogenlampe zur Verfügung, die eine Lichtintensität von etwa 700 N.-K. besitzt. Um sehr hohe Intensitäten zu erhalten, mußte das Licht dieser Lampen durch Linsen konzentriert

werden. In solchen Fällen wurde eine Spiegelglasküvette mit kaltem, öfters erneuertem Wasser in den Lichtkegel eingeschaltet, denn es ist bekannt, daß eine etwa 5 cm hohe Wasserschicht den größten Teil der Wärmestrahlen absorbiert. Die Erwärmung des ganzen Versuchsraumes durch die stark heizenden Lampen wurde stets dadurch leicht vermieden, daß während der Belichtung die Türen nach dem verdunkelten Vorraum, dessen Temperatur 8 bis 15° tiefer war, mehr oder weniger weit geöffnet wurden. Zur Bestimmung der verschiedenen Lichtintensitäten verwendete ich ein Wynne-Aktinometer (photographischer Expositionsmesser) mit Bromsilberpapier, dessen Empfindlichkeit an der hundertkerzigen Wotanlampe vor jeder Bestimmung neu gemessen wurde.

Aus den Versuchen geht hervor, daß bei 500, 1000 und 1500 M.-K. Lichtstärke und 3 oder 15 Minuten Belichtungszeit die Veränderungen im Wachstumsverlauf im wesentlichen dem entsprechen, was bei 100 M.-K. und 15 Minuten beobachtet wurde (vgl. Fig. 1 und die Versuche 18 bis 22 in Tabelle 9 auf S. 216 u. 217). Die Lage des Minimums (Zahlen *kursiv*) ist in diesen fünf Versuchen von bester Übereinstimmung; es tritt auch hier, wie in den früheren Versuchen mit geringerer Intensität, die stärkste Verzögerung des Wachstums 21 bis 24 Minuten nach Beginn der Belichtung, ein, gleichgültig ob es sich um Lichtwirkungen von 3 oder 15 Minuten Dauer handelt. Dagegen variiert die Lage des Maximums (Zahlen **fett**) in diesen Versuchen wie in den früheren in ziemlich weiten Grenzen; seine Ausdehnung ist aber, wie auch die des Minimums, fast durchweg eine bedeutendere als in den Versuchen mit mittleren Intensitäten (100 M.-K.), so daß die Kurven sich anfangs rascher und tiefer senken und darauf sehr steil und hoch ansteigen, also einen viel schrofferen Verlauf zeigen, als es bisher der Fall war.

Während diese Versuche nur eine Verstärkung der Reizreaktion mit zunehmender Lichtintensität erkennen lassen, treten bei noch höheren Intensitäten ganz neue Erscheinungen auf. In Fig. 3 (s. S. 216, vgl. auch Tabelle 9, 26) ist ein Versuch mit viertelstündiger Einwirkung von 48000 M.-K. (43 200000 M.-K.-S.) graphisch wiedergegeben.

Wir bemerken hier gleich zu Beginn der Beleuchtung eine

Tabelle 9.

Nummer	Lichtintensität	Belichtungsdauer	Zuwachsgrößen in Mikren für je 3 Minuten ↓ Beginn der Beleuchtung									↓		↑ Verdunklung				
18	500 M.-K.	15 Min.	39	39	39	36	39	42	42	45	↓	42		45	48	42	33	↑
19	1000 „	3 „	90	88	84	90	92	94	90	90	↓	90	↑	82	78	78	72	
20	1000 „	15 „	57	57	57	54	57	57	54	↓	63			57	57	57	57	↑
21	1500 „	15 „	72	69	69	69	69	66	66	66	66	69	66	69	↓	66	69	69	72	69	↑
22	1500 „	15 „	48	44	44	44	40	40	40	40	40	40	40	44	↓	60	56	52	56	52	↑
23																					
24	12000 „	15 „	66	69	69	72	69	66	69	72	75	66	↓	**120**	81	60	33	*15*	↑
25	48000 „	1 „	39	42	42	39	42	42	45	↑	↓	**78**	*30*	*18*	45	57			
26	48000 „	15 „	75	72	75	75	75	72	72	72	75	↓	**140**	102	36	33	24	↑	
27	400000 „	15 „	57	60	57	57	57	57	57	63	↓	**101**	51	21	15	*9*	↑		
28	400000 „	15 „	39	39	42	48	48	45	42	42	42	↓	**78**	6	*0*	*3*	12	↑	

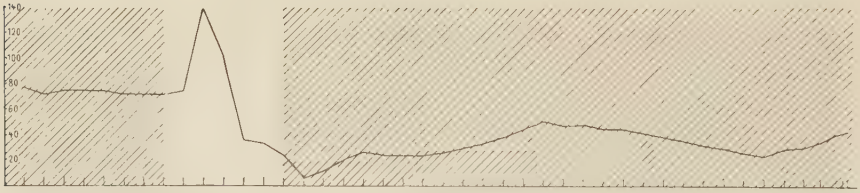

Fig. 3. Wirkung einer viertelstündigen Belichtung mit 48000 M.-K. auf den Wachstumsverlauf einer Koleoptile. (Die Schraffierung am Anfang sollte noch 3 Minuten weiter geführt sein!) (Tabelle 9, Vers. 26.)

intensive aber rasch vorübergehende Wachstumssteigerung. Darauf sinkt die Wachstumsgeschwindigkeit noch während der Lichtwirkung auf sehr geringe Werte; das eigentliche Minimum

Tabelle 9 (Fortsetzung).

Zuwachs in Mikren für je 3 Minuten

27	*18*	*15*	*18*	21	30	36	45	54	63	72	**78**	**87**	**81**	72	60	51	45	42	36					
52	*36*	*34*	46	80	**106**	**90**	90	90	78	78	74	84	74	78	76	82	80	80	84	88	90	94	82	80
																		68	66	70	68	72	74	72
48	*42*	*33*	*39*	48	63	84	**93**	**102**	**93**	78	66	63	60	57	54	54	57	54	54	54				
60	*45*	*42*	*36*	75	**135**	**147**	**126**	117	99	93	102	102	114	108	90	87	96	96	81	75	69	72	84	90
												75	78	78	66	75	69	69	75	84	90	81	75	78
40	*28*	*32*	40	64	76	**92**	**108**	**96**	88	80	68	80	80	76	68	80	76	64	64	60	56	44	48	44
											42	42	48	52	48	48	44	52	56	56	60	64	52	56
6	*15*	24	18	27	45	81	**99**	**93**	81	75	69	66	66	69	72	66	57	51	45	36	48	51	51	51
												45	36	36	33	30	30	27	24	27	30	33	39	39
54	48	42	30	24	33	39	48	57	**69**	**69**	**72**	66	68	52	44	36	36	39	40	42	45			
6	*12*	21	27	24	24	24	27	30	33	39	45	**51**	**48**	**48**	45	45	42	39	36	32	30	27	24	30
																				30	32	36	42	45
3	15	24	30	42	33	27	33	45	**57**	**60**	**54**	39	48	36	36	33	36	39	27	24	21	18	12	15
																18	12	15	12	12	12	12	12	12
0	*3*	*3*	*3*	6	6	4,5	*3*	*1,5*	12	15	18	15	18	18	**22**	**20**	18	21	19	14	16	15	8	12
																							10	12

tritt aber erst kurz nach Aufhören der Belichtung ein. Nun beginnt ein recht langsames Ansteigen der Zuwachskurve, das zu einem späten Maximum führt, dessen Höhe aber längst nicht mehr die vor der Belichtung festgestellte Kurvenhöhe erreicht. Aus der zusammenfassenden Tabelle 9 (Versuch 24 bis 28) ist zu ersehen, daß mit weiter steigender Lichtintensität das Minimum immer früher eintritt, und daß die Wachstumshemmung eine stärkere ist und längere Zeit anhält. Von einem eigentlichen Maximum kann dagegen nur noch in einzelnen Fällen die Rede sein (Versuch 24 und 25 in Tabelle 9); meist bleibt die Kurve dauernd unter der vor der Wirkung des Lichts eingehaltenen Höhe. Neu war bei diesen Untersuchungen über die Wirkung sehr hoher Lichtintensitäten, also vor allem das Auftreten eines

primären Maximums gleich zu Beginn der Lichtwirkung. Ein solches plötzliches Emporschnellen der Wachstumskurve in den ersten Minuten der Beleuchtung, wie es in Fig. 3 dargestellt ist, wurde, wie aus Tabelle 9 hervorgeht, in allen Versuchen mit 12000 bis 400000 M.-K. gefunden.

Ob es sich hier um eine besondere Wirkung des Lichts handelt oder ob die unvermeidliche Erwärmung des Keimlings dabei eine Rolle spielt, konnte nicht entschieden werden.

Der Umstand, daß diese Wachstumssteigerung so plötzlich einsetzt und ebenso rasch wieder zurückgeht, könnte dafür sprechen, daß es sich hier gar nicht um wirkliche Wachstumsvorgänge handelt, sondern daß vielleicht eine rein physikalische Ausdehnung der hohlen und teilweise mit Luft und Wasserdampf erfüllten Koleoptile die Ursache dieser Erscheinung ist. Damit würde übereinstimmen, daß in drei Fällen während des Rückganges der plötzlichen Wachstumssteigerung bei dauernder Beobachtung im Mikroskop eine leichte Kontraktion der Koleoptile wahrzunehmen war, die etwa $^1/_{10}$ bis $^1/_5$ Teilstrich (4 bis 6 μ) betrug und ungefähr eine Minute lang anhielt. Da hierauf sofort wieder das Wachstum begann und da nur alle drei Minuten abgelesen wurde, so tritt in den Tabellen diese Beobachtung nicht als negative Zuwachsgröße auf. Weiter wurde die Erscheinung nicht verfolgt (vgl. auch S. 232 bis 236).

d) Anhang: Einfluß einer Vorbelichtung auf die durch plötzliche Belichtung hervorgerufene Reaktion.

In allen bisher geschilderten Versuchen wurde eine plötzliche Belichtung von Keimlingen vorgenommen, die sich seit mehreren Stunden nur unter der Wirkung des sehr schwachen roten Lichts der Beobachtungslampe befanden und die im übrigen in vollkommener Dunkelheit aufgewachsen waren. Es war nun von Interesse zu wissen, inwiefern die allgemein festgestellte Reaktion auf Lichtreize durch eine längere Vorbelichtung beeinflußt wird, ob hierdurch nur die Stärke der Reaktion eine Verminderung erleidet, oder ob sich ganz neue Erscheinungen geltend machen.

Die Vorbelichtung wurde mit Intensitäten von 5 und 25 M.-K.

ausgeführt, und die zum Versuch ausgewählten Keimlinge kamen meist 12 bis 15 Stunden vor Beginn der Beobachtung unter die Wirkung dieses Lichts, das wie üblich senkrecht von oben her auf die Pflanzen einwirkte. In einigen Fällen betrug die Dauer der Vorbelichtung nur 6 bis 8 Stunden, doch zeigte die der eigentlichen Belichtung ja stets vorausgehende Beobachtung des Wachstumsverlaufs, daß auch nach dieser Zeit die durch den Beginn der Vorbelichtung hervorgerufene Reizreaktion schon überschritten und der Gang des Wachstums wieder

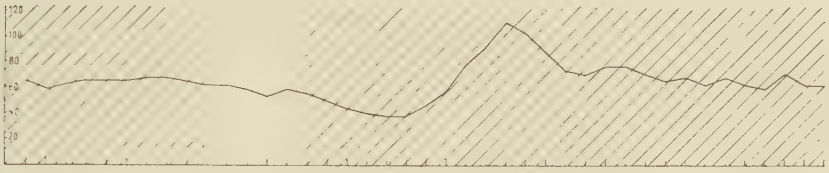

Fig. 4. Wirkung einer 15 Minuten dauernden Belichtung mit 500 M.-K. Intensität auf den Wachstumsverlauf einer seit 15 Stunden mit 5 M.-K. vorbelichteten Avenakoleoptile. Vor- und Nachbelichtung schraffiert. (Tabelle 10, Vers. 31.)

gleichmäßig geworden war, ebenso gleichmäßig, wie es in den früheren Versuchen im Dunkeln vor Beginn der Belichtung der Fall war.

Tabelle 10 (s. S. 220 u. 221) gibt die Resultate dieser Versuche wieder, und in Fig. 4 ist eine der Beobachtungsreihen (Versuch 31 der Tabelle 10) graphisch dargestellt. Vergleichen wir diese Zahlenreihen und die Fig. 4 mit den Resultaten der weiter oben geschilderten Versuche über die Wirkung mittlerer Intensitäten (Abschnitt II 1a, S. 208ff.), so bemerken wir gar keinen Unterschied.

Die auf die Belichtung folgende anfängliche Hemmung ist genau ebenso stark wie früher, und ihre Lage und Ausdehnung zeigt in sämtlichen Versuchen die beste Übereinstimmung (24 bis 27 Minuten nach Beginn der Lichtwirkung ist der tiefste Punkt der Kurve erreicht). Auch die hierauf einsetzende Wachstumssteigerung ist meist die gleiche wie in den Versuchen ohne Vorbelichtung. Ob das auffallend niedere Maximum in Versuch 35 der Tabelle 10 eine Folge der Vorbelichtung ist, oder

Tabelle 10.

Nummer	Intensität der Vorbelichtung	Intensität der Belichtung	Dauer der Belichtung	Wachstum während der Vorbelichtung	Wachstum während der Belichtung
29	5 M.-K.	100 M.-K.	15 Min.	80 92 92 84 84 84 88 96 92	84 80 76 80 80
30	5 „	100 „	15 „	84 81 84 90 90 87 84 87 87 90 87	81 81 84 87 90
31	5 „	500 „	15 „	66 60 63 66 66 66 69 69 66 63	63 60 54 60 57
32	5 „	500 „	15 „	48 40 48 44 44 48 48 52 60 56	60 52 56 48 44
33	5 „	500 „	15 „	72 69 72 66 63 60 57 60 66 63 60	60 60 66 60 57
34	5 „	500 „	15 „	64 64 60 60 56 52 52 52 52 48	52 48 36 36 32
35	5 „	500 „	15 „	51 54 51 54 60 57 60 57 54 57 54	54 54 51 48 42
36	25 „	100 „	15 „	69 72 69 72 75 72 72 69	75 75 75 72 66
37	25 „	100 „	15 „	60 60 60 60 60 56 56 52	56 52 52 54 46

ob es sich hier nur um eine individuelle Eigentümlichkeit handelt, mag dahingestellt bleiben. Die Resultate aller übrigen Versuche berechtigen zu der Annahme, daß das letztere der Fall ist.

Wir können demnach aus dem eben Ausgeführten den Schluß ziehen, daß eine längere Vorbelichtung mit geringen Intensitäten von keinem merklichen Einfluß auf die Stärke der durch Lichtwechsel bewirkten Reizreaktion ist.

Es mag hier noch kurz erwähnt werden, daß auch einige Beobachtungen über den Einfluß plötzlicher Belichtung auf den Wachstumsverlauf von Wurzeln angestellt worden sind, und zwar in ganz ähnlicher Weise, wie es für die Versuche mit Avenakoleoptilen beschrieben wurde. Als Versuchspflanze diente Lupinus albus, deren Wurzeln sich bekanntlich durch besonders gerades Wachstum auszeichnen, was für mikroskopische Beobachtung die erste Vorbedingung ist. In Sägemehl aufgezogene Keimwurzeln von 3 bis 4 cm Länge wurden sorgfältig von der schleimigen Hülle abgestoßener Wurzelhaubenzellen

Tabelle 10 (Fortsetzung).

Wachstum bei der Nachbelichtung

68	*64*	*60*	68	80	100	**108**	**112**	**104**	100	100	108	96	84	72	80	96	76	80	80	76	68	76	72	80	76	76
75	*63*	*57*	*63*	90	**114**	**123**	**111**	102	99	84	90	75	63	51	69	72	69	72	72	69	72	72	84	81	75	78
51	45	*42*	*39*	*39*	48	60	81	**93**	**114**	**105**	90	75	72	78	78	72	66	69	63	69	63	60	72	63	63	
40	36	*32*	*24*	*32*	56	72	**80**	**84**	**88**	**80**	72	64	52	56	52	52	44	60	56	60	52	48	56	52	48	56
54	45	*36*	*30*	*36*	51	78	93	**117**	**111**	**90**	**102**	**120**	105	90	75	78	90	78	75	66	57	54	60	69	66	72
32	24	*20*	*26*	*18*	32	40	68	**76**	**84**	**76**	68	64	58	66	48	52	44	48	36	36	32	36	36	28	32	
36	36	*33*	*27*	*33*	45	48	**64**	**72**	**68**	51	48	42	48	48	39	42	42	36	36	36	36	30	33	36		
60	*57*	*54*	*51*	75	90	**105**	**99**	**105**	102	96	87	87	75	72	66	69	75	75	78	78	75					
44	*40*	*40*	*40*	52	60	60	**68**	**82**	**76**	60	56	48	48	48	48	54	58	58	62	58	56					

befreit und in einer parallelwandigen Spiegelglasküvette so befestigt, daß die Wurzel bis zu den Kotyledonen in Wasser tauchte. Nachdem[1] der Gang des Wachstums im Dunkeln für die Dauer von etwa einer halben Stunde beobachtet worden war, ließ ich von mehreren Seiten zugleich Licht von zusammen 800 bis 1000 M.-K. Intensität eine halbe Stunde lang einwirken. Es wurde dabei streng darauf geachtet, daß sich die Temperatur des Wassers nicht erhöhte: durch Öffnen der Zimmertür konnte das leicht erreicht werden. Trotzdem nahm in allen vier Versuchen die Wachstumsintensität schon während und besonders nach der Beleuchtung merklich zu; z. B. von im Mittel 63 μ auf 78 μ pro 5 Minuten, von 76 auf 84, von 45 auf 63 und von 30 auf 55 μ. Irgendeine bestimmte Reaktion auf den Lichtwechsel wurde hier nicht beobachtet. Da zudem der Wachstumsverlauf der Wurzeln ein recht unregelmäßiger ist und die mikroskopische Ablesung in kurzen Intervallen, weil man das Vorrücken einzelner markanter Wurzelhaubenzellen verfolgen muß, wenig verläßliche Werte liefert, so wurden keine weiteren Versuche über den Einfluß des Lichts auf das Wurzelwachstum ausgeführt.

[1]) Nach mehrstündigem Verweilen auf dem Beobachtungstisch.

B. Längere Lichtwirkungen.

Es wurde schon früher (S. 212) hervorgehoben, daß der Versuch über die Wirkung einstündiger Belichtung mit 100 M.-K. auf den Wachstumsverlauf der Koleoptile deshalb von ganz besonderem Interesse ist, weil sich hier die ganze Reizreaktion, anfängliche Hemmung und darauffolgende Steigerung des Wachstums, schon während der Belichtung in ihrer typischen Form abspielt (vgl. Versuch 17 in Tabelle 8). Wir führten diese Tatsache als überzeugenden Beweis dafür an, daß die charakteristischen Veränderungen im Wachstumsverlauf allein durch die Reizwirkung des plötzlichen Lichteinfalls bedingt werden, daß es sich hier nicht um kombinierte Wirkungen von Licht und Dunkelheit oder gar nur um eine Wirkung der neu eintretenden Verdunkelung handelt, wie man aus den Versuchen mit kurzen Belichtungszeiten wohl schließen könnte.

Ausgehend von diesem Versuch mit einstündiger Belichtung wurden nun weitere Beobachtungen angestellt, welche den Zweck hatten, den Einfluß längerer Beleuchtung mit verschiedener Intensität auf die durch den Lichtbeginn hervorgerufene Wachstumsreaktion genauer zu untersuchen. In Tabelle 11

Tabelle 11.

Nummer	Lichtintensität	Wachstum vor der Belichtung	Wachstum während der Belichtung
38	16 M.-K.	42 44 44 42 42 42	42 42 42 40 38 36 36 34 *26 26* 30 50
39	16 „	60 60 60 60 60	60 60 58 58 56 50 48 *44 40 44* 58 **80**
40	100 „	64 66 66 68 68 68	68 70 74 70 64 60 46 *44 42* 48 56 **74**
41	100 „	78 80 78 78 80 80	84 82 78 68 68 60 44 *40 38 42* 50 52
42	500 „	48 45 48 48 45 45 48 48 48 51	48 45 45 42 39 39 36 30 *24 27* 30 42
43	500 „	36 40 40 36 36 36 36 36 40 40	48 40 36 32 36 32 28 24 *20 20* 24 *20*
44	1000 „	54 51 51 51 54 57 57 54 51	54 48 45 51 57 48 36 30 *24 24* 33 42

sind die Resultate dieser Versuche 38 bis 44 zusammengestellt und Fig. 5 gibt eine der Beobachtungsreihen in Kurvenform wieder. (Vgl. Versuch 41 in Tabelle 11.)

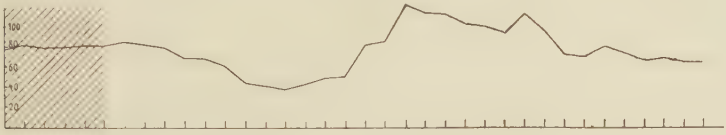

Fig. 5. Einfluß längerer Belichtung mit 100 M.-K. Intensität auf den Wachstumsverlauf einer Koleoptile. (Tabelle 11, Vers. 41.)

Aus beiden ist zu ersehen, daß trotz dauernder Lichtwirkung selbst bei einer Intensität von 1000 M.-K. die Reaktion in voller Stärke auftritt. Bemerkenswert ist auch hier die vollkommene Übereinstimmung in der Lage des Minimums (27 Minuten nach Beginn der Beleuchtung) bei den ganz verschiedenen Intensitäten von 16 bis 1000 M.-K. Das Ansteigen zum Maximum erfolgt nun aber nicht so rasch und glatt wie in den Versuchen mit kurzen Belichtungszeiten, sondern die Kurve zeigt vom Minimum ab in den meisten Fällen einen recht

Tabelle 11 (Fortsetzung).

Wachstum während der Belichtung
56 **58** **62** 52 50 50 50 46 44 46 44 46 46 46 46 40 38 38 42 46
82 **74** **78** **84** **78** **74** **80** 66 62 72 60 60 56 66 62 62 62 66 68 62 60 58 66 72 72 **78**
78 76 70 70 (70 Min. Pause) 70 70 76 70 (12,5 Std. Pause) 68 74 88
78 68 66 74 **94** **86** **92** **88** 76 74 66 76 78 **86** 70 74 68 74 78 74
80 84 **120** **114** **114** **104** **102** **96** **112** **98** 74 72 80 76 68 70 66 66
51 **57** **54** 48 42 39 42 45 42 45 (3 Std. Pause) 51 48 54 54 54 **57** 54 54 48 48 51 54
51 ($2^1/_2$ Std. Pause) 69 72 75 **78** **78** 66 69 75 69 75 69 57 66 75
24 32 32 36 32 **36** **40** 32 32 36 (3 Std. Pause) 36 39 36 36 36 39 36 39 **45** **42** **45** 39
33 ($2^1/_2$ Std. Pause) 51 54 51 48 48 54 **57** **57** 51 48 54 54
51 54 60 66 **78** **81** **69** **72** 60 51 48 *45* 48 54 48 **60** 54 51 36 33 *30* *24* 36 33 45 51
51 **51** **60** **54**

zackigen Verlauf (Versuche 39, 40, 41 und 43). Auffallend groß ist dann gewöhnlich sowohl die Höhe wie die Ausdehnung des Maximums, und das nun eintretende Sinken der Kurve ist nicht schnell und gleichmäßig wie früher, sondern verhältnismäßig langsam und stets von neuen Erhebungen unterbrochen, die an Höhe dem Maximum fast gleichkommen (Versuche 39, 40, 41, 42, 43). Die bedeutende zeitliche Ausdehnung des Maximums tritt besonders stark in den Versuchen 39, 40 und 41 der Tabelle 11 und in Fig. 5 hervor.

Trotz dieser Verschiedenheiten im einzelnen ist die Übereinstimmung zwischen den Ergebnissen dieser Versuche mit längerer Belichtung und den früheren mit kurzen Belichtungszeiten eine so große, daß wir daraus mit Sicherheit den Schluß ziehen können, die ganze Wachstumsreaktion in ihrer typischen Aufeinanderfolge von Wachstumshemmung und Wachstumssteigerung ist einzig und allein eine Folge der plötzlichen Erhellung. Die bei den früheren Versuchen nach der Belichtung eintretende Wiederverdunkelung hat auf die Reaktion nur insofern einigen Einfluß, als sie ein rascheres Sinken der Wachstumskurve nach Überschreiten des Maximums bewirkt; an dem wesentlichen Verlauf der Reaktion vermag sie jedoch nichts zu ändern.

Sehr auffallend war bei diesen Versuchen über den Einfluß längerer Belichtung endlich, daß selbst bei stundenlanger Einwirkung des Lichts, vor allem der höheren Intensitäten von 100 und 500 M.-K., meist noch keine Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit bemerkt werden konnte (Versuche 39, 40, 42 und 43), während dies nach den bisherigen Erfahrungen über die Wirkungen des Lichts auf das Längenwachstum doch unbedingt zu erwarten war (vgl. Pfeffer, Physiol. II, S. 108: »Innerhalb der zulässigen Lichtgrenzen wird, soweit bekannt, in der phototonischen Pflanze durch Verminderung der Beleuchtung eine gewisse Beschleunigung, durch Zunahme der Helligkeit eine gewisse Verlangsamung der Zuwachsbewegung bewirkt.«). Vielmehr verharrten die Zuwachsgrößen während der Belichtung noch für längere Zeit auf einem höheren Werte, als sie ihn vor der Belichtung durchschnittlich besessen hatten; das Licht bewirkte also eine deutliche, je nach der

Intensität mehr oder minder anhaltende Förderung des Wachstums.

Zur weiteren Verfolgung dieser Erscheinung, besonders zur Feststellung der Dauer der fördernden Wirkung des Lichts, mußte eine andere Versuchsmethode gewählt werden, da die zeitraubende genaue Beobachtung des Wachstumsverlaufs in kurzen Intervallen hierzu überflüssig war. Auf diese Versuche und ihre Ergebnisse wird erst in Abschnitt III, S. 241 ff. näher einzugehen sein.

2. Einfluß plötzlicher Verdunkelung.

A. Dauernde Verdunkelung.

Aus den Ergebnissen der soeben geschilderten Versuche über die Wirkung längerer Belichtung auf den Wachstumsverlauf der Koleoptile ging klar hervor, daß die nach kurzen Beleuchtungen eintretende Wiederverdunkelung von keinem wesentlichen Einfluß auf den Verlauf der Reaktion ist, daß diese vielmehr allein eine Folge der plötzlichen Erhellung darstellt. In allen Versuchen über den Erfolg kurzer Belichtungen war die Dauer der Lichtwirkung stets eine so geringe (1 bis 15 Minuten; nur in einem Falle 60 Minuten), daß die Pflanze sich unmöglich an den Einfluß des Lichts bereits angepaßt haben konnte, als die Wiederverdunkelung begann. Es war deshalb nicht ausgeschlossen, daß bei Keimlingen, die sich genügend lange Zeit unter der Wirkung einer bestimmten Lichtintensität befanden, und deren Wachstumsverlauf nach Überschreiten der durch den Beginn der Belichtung hervorgerufenen Schwankungen wieder gleichmäßig geworden war, daß bei solchen Keimlingen auch eine plötzliche Verdunkelung bestimmte Veränderungen im Gang des Wachstums bewirken würde, die der auf plötzliche Erhellung eintretenden Reaktion an die Seite zu stellen wären. Zur Beantwortung dieser Frage wurden einige Beobachtungen angestellt, deren Resultate in Tabelle 12 enthalten sind. Die zum Versuch ausgewählten Keimlinge kamen 7 bis 9 Stunden vor Beginn der Ablesungen unter den Einfluß vertikaler Beleuchtung mit 100 M.-K. Intensität. Nach dieser Zeit war das Wachstum

Tabelle 12.

Nummer	Lichtintensität	Wachstum vor der Verdunklung	während der Verdunklung
45	100 M.-K.	68 68 68 68 64 60 60 64 64 64 64	64 60 60 64 60 60 56
46	100 „	72 76 76 76 76 80 84 76 72 76 72 72 68 68 68	72 68 60 68 68 72 72
47	100 „	60 60 60 63 66 69 66 63 60 57 51 54 57 63 63	60 51 54 54 54 57 54
48	100 „	57 57 60 63 63 63 60 57 57 57 57	60 63 66 63 54 63 69

meist genau ebenso regelmäßig geworden, wie vorher im Dunkeln; das zeigen die Zahlen der Tabelle 12, die den Verlauf des Wachstums vor der nun plötzlich herbeigeführten Verdunkelung wiedergeben.

Die Folgen dieser plötzlichen Verdunkelung auf die Zuwachs-

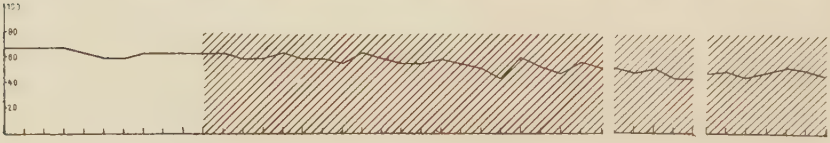

Fig. 6. Wirkung plötzlicher, dauernder Verdunkelung auf den Wachstumsverlauf einer 15 mm langen Koleoptile, die sich seit 7 Stunden unter dem Einfluß einer Lichtintensität von 100 M.-K. befand. (Tabelle 12, Versuch 45.)

bewegung veranschaulicht die Fig. 6, in der einer der Versuche graphisch dargestellt ist. Von einer auffallenden Reaktion bemerken wir hier sowie in den anderen Beobachtungsreihen (vgl. Tabelle 12) nichts. Wohl ist die Kurve nach Aufhören der Belichtung etwas zackiger, doch fehlt vor allem die zeitliche Übereinstimmung irgendeines charakteristischen Kurvenpunktes, wie wir sie in besonders schöner Weise für die Lage des Minimums nach plötzlicher Beleuchtung feststellen konnten. Der momentane Übergang von Licht zu Dunkelheit bewirkt

Tabelle 12 (Fortsetzung).

Wachstum während der Verdunklung

64 60 56 56 60 56 52 44 60 52 48 56 52; Mittelwert der nächsten 30 Min. = 52; dann 52 48 52 44 44; Mittel der nächsten 30 Min. = 46; weiter 48 50 46 50 54 52 48

72 68 60 68 64 60 56 60 64 60 60 60 52 60 56 60; Mittelwert der nächsten 40 Min. = 52; dann 52 44 48 52 52 52

54 63 66 60 57 51 42 48 51 51 51 51 48 45 42 45; Mittelwert der nächsten 40 Min. = 39; dann 30 30 33 30 30 30

81 72 69 63 57 57 60 60 54 45 51 51 52; Mittelwert der nächsten 30 Min. = 51; dann 54 57 60 51 51; Mittel der nächsten 30 Min. = 54; weiter 60 60 60 57 51 57 57

also keine Veränderungen im Gang des Wachstums, weder nach kurzen noch nach längeren Belichtungen.

Dagegen fällt in allen Versuchen eine erhebliche Abnahme der Wachstumsintensität nach Beginn der Verdunkelung auf. Daß diese Abnahme zum Teil wenigstens von der langen Einwirkung der ziemlich hohen Lichtintensität (100 M.-K.) herrührt, erscheint außer Zweifel, zumal die Zuwachskurven schon vor Eintritt der Dunkelheit ein stetiges, allerdings recht geringes Sinken zeigen. Nach Aufhören der Belichtung beginnt nun aber nicht eine erneute Zunahme der Wachstumsgeschwindigkeit, wie man sie nach der bisherigen Auffassung von den Wirkungen des Lichts und der Dunkelheit auf das Wachstum erwarten sollte, sondern die Zuwachskurve fällt im Gegenteil jetzt stärker als vorher im Licht, und selbst $2^1/_2$ Stunden nach Beginn der Verdunkelung ist von einem Wiederansteigen der Zuwachsgrößen noch nichts zu bemerken (vgl. Tabelle 12), obwohl sich die Keimlinge, es ist wichtig das hervorzuheben, im aufsteigenden Ast der großen Wachstumsperiode befinden.

Es wäre ein großes Beobachtungsmaterial nötig, um daraus eine ins einzelne gehende Erklärung für diese Erscheinung zu geben; um vor allem zu entscheiden, ob die gefundene Verminderung der Wachstumsintensität während der Verdunkelung nur eine Nachwirkung des Lichts dar-

stellt, oder ob die Verdunkelung an sich eine derartige Wirkung hervorzubringen vermag.

B. Vorübergehende Verdunkelung.

Während bisher nur die Folgen eines einmaligen plötzlichen Übergangs von Licht zu Dunkelheit in Betracht kamen, wurde in einigen weiteren Versuchen auch der Einfluß vorübergehender Verdunkelung auf den Wachstumsverlauf untersucht. Die Koleoptilen standen, wie oben schon beschrieben, seit etwa 8 Stunden unter der Wirkung einer Lichtintensität von 100

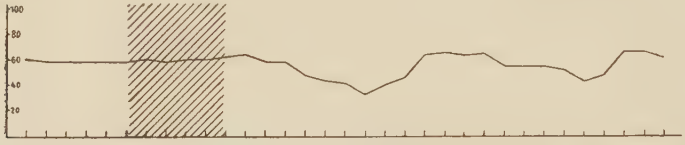

Fig. 7. Einfluß viertelstündiger Verdunkelung auf den Wachstumsverlauf einer 20 mm langen Avenakoleoptile, die sich seit 8 Stunden unter vertikaler Belichtung mit 100 M.-K. Intensität befand. (Tabelle 13, Vers. 49.)

oder 200 M.-K.; dann begann die Beobachtung, während der die Lichtwirkung auf die Dauer von 15 Minuten unterbrochen wurde. Den Einfluß dieser Unterbrechung auf den Gang des bis dahin recht gleichmäßigen Wachstums erläutert Fig. 7; ferner sind in Tabelle 13 die Ablesungen der hierüber ausgeführten Versuche zusammengestellt.

Wir bemerken, daß während der Verdunkelung und noch etwa 9 bis 12 Minuten nach Beginn der Wiederbelichtung die Zuwachsgrößen keine Änderung erfahren. Erst dann beginnt ein ziemlich starkes Sinken der Wachstumskurve, das zu einem

Tabelle 13.

Nummer	Lichtintensität	Wachstum vor der Verdunklung	Wachstum während der Verdunklung
49	100 M.-K.	62 60 60 60 60 60	62 60 62 62 64
50	100 „	60 58 58 56 56 54 58	58 58 60 72 66
51	100 „	44 46 44 46 48	50 50 50 52 52
52	200 „	54 57 51 54 57 60 57 54 48 48 45 48 48 51 54	54 51 48 48 51

Minimum führt, dessen Lage, 21 Minuten nach Aufhören der Verdunkelung, in allen vier Versuchen aufs beste übereinstimmt. Dies Auftreten eines ausgeprägten Minimums, das wir bei dauernder Verdunkelung nicht fanden, und besonders seine fixe Lage bei der siebenten Beobachtung nach Wiederbeginn der Belichtung, sprechen beide dafür, daß wir hier es gar nicht mit irgendwelchen Folgen der kurzen Verdunkelung, sondern mit der Wirkung der erneuten plötzlichen Erhellung zu tun haben. Wir sahen früher, daß die Reaktion auf plötzlichen Lichtreiz im wesentlichen aus einer anfänglichen Wachstumshemmung mit gut übereinstimmendem Minimum bei etwa 21 bis 27 Minuten und darauffolgender Wachstumssteigerung besteht. Ausdehnung und Lage des Minimums sind hier die gleichen wie früher, wenn wir vom Zeitpunkt des Aufhörens der Verdunkelung ausgehen. Die nun folgende Zunahme der Wachstumsgeschwindigkeit führt aber bei den Versuchen mit vorübergehender Verdunkelung nicht zu einem so auffallend starken Maximum wie bei den Versuchen über die Wirkung plötzlicher Belichtung, sondern die Zuwachskurve erhebt sich nur selten und auch dann nur um wenige μ über die vor der Verdunkelung innegehaltene Höhe, worauf ein erneutes Sinken und Wiederansteigen erfolgt. Es ist denkbar, daß das Ausbleiben des eigentlichen Maximums seinen Grund in der langen Vorbelichtung hat, durch welche wahrscheinlich die Empfindlichkeit der Koleoptile gegen Lichtreize vermindert worden ist. Warum hiervon jedoch nur das Maximum, nicht auch das Minimum betroffen wird, das ist aus den wenigen Beobachtungen nicht zu ersehen. Bei weiteren Untersuchungen über die Folgen

Tabelle 13 (Fortsetzung).

Wachstum nach der Verdunklung wieder unter der Wirkung des Lichts

66	60	60	48	44	42	*33*	42	48	64	**68**	64	66	55	55	55	52	42	48	66	66	62
56	60	56	52	42	*38*	*38*	44	46	48	58	60	60	48	50	50	50	54	72	64	50	46
52	54	48	42	40	*38*	*32*	*34*	52	58	**64**	60	60									
57	54	48	42	36	*33*	*30*	*33*	36	42	51	48	54	54	54	54	54	51	48	48	42	42	42	48

einer Unterbrechung der Lichtwirkung wird vor allem die Dauer dieser Unterbrechung weitgehend zu variieren sein. Ferner ist zu erwarten, daß bei Anwendung höherer Intensitäten die auf den neuen Lichtreiz hin eintretenden Schwankungen im Wachstumsverlauf stärker sind, als bei einer Lichtstärke von 100 M.-K. Allerdings wird man hierbei sehr zu beachten haben, daß intensive Belichtung von längerer Wirkungsdauer die Wachstumsgeschwindigkeit stark vermindert, und, wie eben erwähnt, wohl auch die Reaktionsfähigkeit der Koleoptile auf ein geringes Maß herabdrückt.

Die nähere Verfolgung der sich hier anknüpfenden Fragen lag nicht in meiner Absicht. Es sollte durch die eben geschilderten Versuche nur gezeigt werden, daß der Verdunkelung allein keine besondere Reizwirkung zukommt; daß vor allem durch Verdunkelung nach oder während einer Lichtwirkung keine Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit herbeigeführt wird. Dies Ergebnis in Verbindung mit den Resultaten der Versuche über den Einfluß längerer Beleuchtung (S. 222ff.) berechtigen uns zu der schon S. 224 aufgestellten, nun ganz sicheren Behauptung, daß an der auf kurze Lichtwirkungen eintretenden charakteristischen Reaktion die Wiederverdunkelung keinen bestimmenden Anteil hat, daß vielmehr die ganze Reaktion nur eine Folge der plötzlichen Erhellung ist.

3. Bedeutung des Temperatur- und Transpirationswechsels.

A. Einfluß plötzlicher Temperaturänderungen auf den Wachstumsverlauf.

Es ist schon früher (S. 214) darauf hingewiesen worden, daß bei den Untersuchungen über die Wirkung sehr hoher Lichtintensitäten auf den Gang des Wachstums Wärmewirkungen nicht ganz auszuschließen waren. Zwar hatte ich in solchen Fällen eine Küvette mit kaltem Wasser, das zudem öfters erneuert wurde, in den durch Linsen konzentrierten Strahlenkegel eingeschaltet, doch zeigte das Thermometer auch dann noch eine mehr oder minder starke Erwärmung an, bei den extremsten Intensitäten von 400000 M.-K. sogar um 2 bis 3° C. Da

geringe Temperatursteigerungen sicher auch bei den mittleren Intensitäten noch eintraten, so war die Frage: wie groß sind diese, und wie wirken sie an sich schon auf den Wachstumsverlauf ein; mit anderen Worten: Inwiefern sind die für die Wirkungen des Lichts erhaltenen Resultate dadurch beeinflußt worden.

Um die Größe der Temperatursteigerungen festzustellen, wurden zunächst einige Versuche mit berußten Thermometern gemacht, deren Wärmeabsorption also erheblich stärker war als die einer gelbweißen transpirierenden Koleoptile. Es zeigte sich, daß eine Lichtintensität von 100 M.-K. (hundertkerzige Wotanlampe) bei drei Minuten dauernder Einwirkung eine Temperatursteigerung von 0,15 bis 0,20° C hervorrief. Genau die gleiche Belichtung hatte, wie Versuch 13 in Tabelle 8 beweist, eine starke Reaktion im Wachstumsverlauf zur Folge gehabt. Bei einer Intensität von 500 M.-K. und viertelstündiger Belichtungszeit betrug die Zunahme der Temperatur des berußten Thermometers 1,4 bis 1,6° C. Wurde aber zwischen Lampe und Thermometerkugel eine Küvette mit kaltem Wasser eingeschaltet, so stieg das Quecksilber nur um 0,20 bis 0,25° C. Unter diesen Bedingungen, also bei nur sehr geringer Temperatursteigerung, zeigte eine Haferkoleoptile, die unter Einschaltung einer Wasserküvette 15 Minuten mit 500 M.-K. belichtet wurde, genau die gleiche Reaktion (Tabelle 9, Versuch 18), wie die anderen Versuche mit ähnlichen Intensitäten. (Das späte Eintreten des Maximums dürfte eine individuelle Eigentümlichkeit sein.)

Aus diesen Versuchen ging schon hervor, daß durch geringe Erwärmung die Erfolge des Lichtwechsels nicht beeinflußt werden. Es wurden aber doch noch einige Beobachtungen über die Wirkung geringer Temperatursteigerungen ohne gleichzeitige Wirkung des Lichts ausgeführt. Die Erwärmung betrug etwa ein Grad und wurde in einfachster Weise durch Näherbringen einer heißen Kohlenfadenlampe aus Rubinglas ausgeführt; ein neben der beobachteten Koleoptile im Abstand von 1 bis 1,5 mm befestigtes Thermometer zeigte die Temperatur an. Es ergab sich (vgl. Versuch 53 in Tabelle 14), daß während und nach der viertelstündigen Temperatursteigerung von 24,7 auf 25,6 bis 25,7° C irgendeine Veränderung im Gang des Wachstums nicht wahrzunehmen war. Erst 15 Minuten später, nachdem

Tabelle 14.

Nummer	Einfluß der Temperatur- und Transpirations-													
53	Temperatur:	24,7	24,7	24,7	24,7	24,7	24,7	24,7	↑	25,6	25,7	25,6	25,7	25,6	25,5 ↓
	Zuwachs:	51	51	48	51	48	51	51		48	48	48	54	51	51
54	Temperatur:	22,5	22,5	22,6	22,6	22,6	22,7	22,7	↑	30,3	32,0	33,0	33,0	32,0	31,5
	Zuwachs:	51	48	45	48	48	48	48		**74**	*21*	33	36	33	30
55	Temperatur:	19,4	19,5	19,5	19,5	19,5	19,5	19,5	↑	25,0	28,4	29,8	30,4	30,4	31,5
	Zuwachs:		45	48	48	51	57	54		**78**	60	57	54	51	42
56	Temperatur:	23,9	24,0	23,9	23,9	24,0	24,0	24,0	24,0	24,0	↑	27,0	28,5	28,9	28,9
	Zuwachs:	63	66	66	63	60	54	57	60	63		**78**	66	*57*	66
57		63	65	63	60 A ↓	60	**70**	60	*50*	55		55	53	50	50
58									72	72		72	82	90	92

die Temperatur auf 24,8° gefallen war, begann eine Steigerung der Zuwachsgrößen von 51 auf etwa 66 μ, doch blieben diese auch nach Beendigung des Versuchs noch 3 Stunden lang auf einem mittleren Werte von 63 μ, so daß die Zunahme der Wachstumsgeschwindigkeit wohl in der großen Periode ihren Grund hat. Keinesfalls machen sich auf geringe Temperatursteigerungen hin so tiefgreifende und charakteristische Veränderungen geltend, wie sie bei plötzlicher Belichtung stets festgestellt werden konnten.

Daß hingegen starke Temperaturschwankungen nicht ohne Einfluß auf den Gang der Zuwachsbewegungen bleiben würden, erschien nach den Erfahrungen über die Wirkung des Lichtwechsels ziemlich wahrscheinlich, und es war von Interesse zu wissen, in welchen Erscheinungen eine solche Temperaturänderung zum Ausdruck kommen würde. Eine rasche und ziemlich starke Erhöhung der Temperatur erzielte ich dadurch, daß ich kleine, mit heißem Wasser gefüllte Zinkblechkästen in die Nähe des untersuchten Keimlings brachte. Um jede Erschütterung

Tabelle 14 (Fortsetzung).

änderungen auf den Wachstumsverlauf

25,0	25,0	24,9	24,8	24,8	24,8	24,8	24,8	24,8	24,8	24,9	24,9	24,9	24,9	25,0	25,0	25,0	25,0
54	48	51	51	54	57	63	66	63	69	66	69	69	66	66	60	66	66

Mittel der nächsten 3 Std. = 63

31,4	34,0	34,0	33,0	34,0	34,2	34,0	33,0	32,4	33,0	32,4	32,0	31,4	32,7	34,5	33,5	32,7	31,4
27	30	36	60	78	84	93	**117**	90	93	75	*72*	63	60	69	57	60	69

33,0	33,3	32,9	32,1	31,6	31,0	↓	23,0	20,3	20,5	20,5	20,3	20,6	20,4	20,0	20,0		
36	*30*	36	39	39	42		*21*	36	45	42	51	57	60	**63**	60		

28,7	28,2	28,0	28,0	28,0	27,6	27,3	27,0	27,0	26,9	↓	25,6	25,0	24,8	24,7	24,7	24,6	24,7
87	78	63	63	60	*54*	57	57	69	63		60	60	60	57	51	51	54

Z ↑ 47	45	*35*	42	47	52	55	52	55		
Z ↑ 90	70	*66*	74	80	84	84	74	60	*52*	60

bei A Becherglas übergestülpt
bei Z abgenommen

zu vermeiden, wurden diese Kästen, deren Füllung öfters erneuert werden mußte, an einem starken Stativ befestigt, das mit dem Beobachtungstisch in keiner Verbindung stand. Die Temperatur wurde bei jeder Beobachtung an einem empfindlichen Thermometer abgelesen, dessen Quecksilberkugel sich in unmittelbarster Nähe der Koleoptile befand, ohne sie jedoch zu berühren. Geringe Differenzen zwischen den Temperaturen des Keimlings und des Thermometers blieben sicher noch bestehen; da es sich aber nur um orientierende Versuche handelte, so wurde kein Wert auf sehr große Genauigkeit gelegt.

Es wurden mehrere Beobachtungen angestellt, in denen übereinstimmend folgende Erscheinungen auftraten (s. Tabelle 14, Versuche 54, 55, 56 und Fig. 8, S. 234): Mit dem rapiden Steigen der Temperatur in wenigen Minuten um 10 bis 12^0 C (Versuche 54 und 55) war ein plötzliches Emporschnellen der Wachstumsgeschwindigkeit verbunden. Doch schon bei der zweiten Ablesung nach Beginn der Erwärmung war diese auf einen Minimalwert gefallen (Fig. 8, Versuch 54) oder

hatte wenigstens ganz bedeutend wieder abgenommen (Versuch 55 und 56). Darauf blieb die Zuwachskurve längere Zeit auf niederen Werten und erreichte ein eigentliches Minimum nach 21 (Versuch 54), 24 (Versuch 55) oder 30 Minuten (Versuch 56), je nach der Stärke der Temperatursteigerung. Erst jetzt begann ein ziemlich rasches Ansteigen der Zuwachswerte, das bei fortgesetzter Erwärmung zu einem typischen und recht hohen Maximum führte (Fig. 8), worauf die Wachstumskurve wieder langsam sank, aber noch längere Zeit auf höheren Werten verharrte, als vor Beginn der Temperatursteigerung.

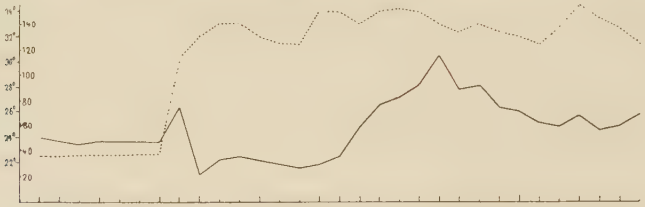

Fig. 8. Einfluß plötzlicher Temperatursteigerung um 10 bis 12° C auf den Wachstumsverlauf einer im Dunkeln wachsenden Koleoptile. (Tabelle 14, Vers. 54.)

Vergleichen wir diese Beobachtungen mit den Ergebnissen der früher geschilderten Versuche über die Wirkung sehr starker Lichtintensitäten auf den Wachstumsverlauf, so muß uns eine Übereinstimmung in mehreren Punkten auffallen. Vor allem tritt auch bei plötzlicher Temperaturerhöhung gleich anfangs eine rasch vorübergehende Wachstumssteigerung ein, wie sie S. 217 bereits besprochen wurde (vgl. auch Fig. 3, S. 216, über die Wirkung von 48000 M.-K. mit Fig. 8). Es konnte dort nicht entschieden werden, ob es sich dabei um einen reinen Erfolg des Lichts handelt, oder ob die nicht zu vermeidende Temperaturerhöhung einen solchen Effekt bewirkt. Nach den eben angeführten Resultaten über den Einfluß der Temperatursteigerung allein werden wir wenigstens eine Mitwirkung der plötzlichen Erwärmung nicht mehr abweisen können; doch bleibt sehr zu berücksichtigen, daß es sich auch bei den höchsten Lichtintensitäten von 400000 M.-K. nur um Unterschiede von einigen Graden, aber längst nicht um solche

bedeutende Temperatursteigerungen handelt, wie sie hier künstlich herbeigeführt wurden.

Leider war es mir nicht möglich, die Wirkungen des plötzlichen Temperaturwechsels weiter zu verfolgen, vor allem eine exaktere Versuchsmethodik, besonders in bezug auf Messungen der Temperatur des Keimlings selbst, auszuarbeiten. Doch geht auch aus diesen Beobachtungen schon mit Bestimmtheit hervor, daß ähnlich wie beim Licht, auch plötzliche und genügend starke Änderungen der Temperatur auf den Gang des Wachstums in ausgesprochener Weise als Reiz wirken, auf den eine charakteristische Änderung des Wachstumsverlaufs, also eine Reaktion auf diesen Reiz, erfolgt. Als solche konnten wir bis jetzt das plötzliche, vorübergehende Emporschnellen der Wachstumsgeschwindigkeit, das Auftreten eines Minimums zu bestimmter Zeit und das darauffolgende Ansteigen zum Maximum feststellen. Die große Ähnlichkeit dieser Erscheinungen mit der bei plötzlicher starker Belichtung eintretenden Reaktion ist ganz unverkennbar.

Jedenfalls wird man nach diesen neuen Erfahrungen nicht mehr länger an der bisherigen Ansicht über die Wirkungen eines Temperaturwechsels festhalten können, die Pfeffer (Physiol. 2, S. 93) folgendermaßen formuliert hat: »Bei einem Temperaturwechsel stellen sich die Pflanzen im allgemeinen ziemlich schnell auf die dem neuen Wärmegrad entsprechende Wachstumsschnelligkeit ein. Offenbar fällt also die transitorische Reizwirkung, die bei einem plötzlichen Übergang wohl nie ganz fehlen wird, zumeist so gering aus, daß sie der Beobachtung entgeht.« In meinen Versuchen dauerte es etwa eine Stunde, bis der Gang des Wachstums wieder einige Gleichmäßigkeit erlangt hatte. Die bis dahin sich abspielenden Veränderungen im Wachstumsverlauf, das Auftreten eines Minimums und darauffolgende Ansteigen zu einem starken Maximum werden wir wohl als »transitorische Reaktion« auf den plötzlichen Wechsel der Temperatur bezeichnen können. Was endlich die rasch vorübergehende, starke Zunahme der Wachstumsintensität gleich zu Beginn der Temperaturerhöhung anbetrifft, so möchte ich noch auf die Möglichkeit hinweisen, daß auch rein mechanische Wirkungen der Wärme in Frage kommen können,

derart, daß die im Mikroskop beobachtete plötzliche Längenzunahme der Koleoptile in der durch die Erwärmung bewirkten Ausdehnung der im inneren Hohlraum eingeschlossenen Gase (Luft und Wasserdampf) ihre Erklärung findet. Um welche minimale Verlängerung es sich übrigens handelt, zeigt folgende kleine Berechnung: nehmen wir eine sehr starke Steigerung von 50 μ an bei einer Koleoptillänge von 20 mm, so beträgt die Ausdehnung der Koleoptile in der Längsrichtung $^1/_{400}$ ihrer Länge.

Ganz analog dieser Erscheinung tritt bei plötzlicher Abkühlung eine rasch vorübergehende Verminderung der Wachstumsgeschwindigkeit ein. Bei dem in Tabelle 14 angeführten Versuch 55 betrug die Temperaturabnahme innerhalb 3 Minuten 8° C; in der gleichen Zeit sank die Zuwachskurve von 42 auf 21 μ, also um 50%, stieg aber sofort wieder auf 36 und 45 μ; und auch noch weiterhin fand trotz der niederen Temperatur eine langsame Steigerung der Zuwachsgrößen statt.

Es sei zum Schlusse noch bemerkt, daß die in diesen Versuchen angewendeten Temperaturen (im Höchstfalle 34° C) bestimmt noch nicht von schädigendem Einfluß auf die Wachstumsvorgänge sind, daß also die anfängliche Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit keinesfalls auf solche Wirkungen der Temperatur zurückzuführen ist. Ferner ist aus den Zahlenangaben der Tabelle 14 und aus Fig. 8 deutlich zu ersehen, daß die Wachstumskurve nicht jeder Schwankung der Temperatur, wie sie bei der primitiven Versuchsanstellung nicht zu vermeiden waren, folgt, sondern einen ganz bestimmten, davon im großen und ganzen unabhängigen Verlauf zeigt.

B. Einfluß plötzlicher Veränderungen der Transpiration.

Durch Belichtung wird bekanntlich die Transpiration gefördert, und so war es denkbar, daß durch solche Nebenwirkungen des Lichts auch das Wachstum beeinflußt werde. Um hierüber Klarheit zu haben, wurden einige Versuche über die Folgen sehr starker Transpirationsschwankungen ausgeführt, deren Resultate in Tabelle 14 (Versuch 57 und 58) enthalten sind. Es ergab sich daraus, daß beim Bedecken eines in

trockener Zimmerluft wachsenden Keimlings mit einem Becherglas, dessen Innenfläche mit feuchtem Filtrierpapier ausgekleidet war, eine geringe, vorübergehende Wachstumssteigerung eintrat, die sofort in ein langsames Sinken der Zuwachsgrößen überging (Versuch 57). Beim Entfernen des Becherglases von einer seit längerer Zeit im dampfgesättigten Raum wachsenden Koleoptile nahm die Wachstumsgeschwindigkeit auf die Dauer von etwa 6 Minuten ziemlich stark ab (Versuche 57 und 58), stieg dann in 10 bis 12 Minuten bis zur alten Höhe an, um nun von neuem, diesmal etwas tiefer, zu sinken.

Obwohl es sich in diesen Versuchen um ganz besonders starke Änderungen der Transpiration handelte, waren also die dadurch bedingten Schwankungen im Wachstumsverlauf bedeutend geringere, als wir sie für die Wirkung des Lichts feststellen konnten. Daraus durfte mit Sicherheit geschlossen werden, daß den Transpirationsschwankungen bei den früher geschilderten Lichtversuchen nur eine recht untergeordnete Rolle zufällt.

Wie aus der Schilderung der Versuche über Temperatur- und Transpirationsänderungen schon hervorgeht, war eine genauere Verfolgung dieser Erscheinungen bei der primitiven Art der Versuchsanstellung unmöglich. Das lag auch gar nicht in meiner Absicht; es sollte nur gezeigt werden, daß die Reaktion auf Lichtwechsel wirklich auch vom Licht allein, oder wenigstens in der Hauptsache vom Licht, nicht aber von den nicht ganz vermiedenen Temperatur- und Transpirationsänderungen bewirkt wird.

4. Zusammenfassung und Literatur.

Bei den im Abschnitt II dargestellten Untersuchungen über die Wirkungen eines plötzlichen Lichtwechsels auf den Wachstumsverlauf der Koleoptile wurde folgendes gefunden:

1. Die durch mikroskopische Beobachtung in kurzen Intervallen erhaltene Zuwachskurve einer unter konstanten Bedingungen wachsenden Koleoptile zeigt für die Dauer von 2 bis 3 Stunden einen sehr gleichmäßigen Verlauf.

2. Plötzliche, genügend starke Beleuchtung ruft in allen Fällen eine charakteristische Reaktion der Pflanze hervor, die im wesentlichen aus einer anfänglichen Wachstumshemmung und einer darauffolgenden, meist sehr starken Wachstumssteigerung besteht.

3. Diese Reaktion tritt in gleicher Stärke und in ganz ähnlicher Form auch bei längerer Beleuchtung noch unter der Wirkung des Lichts auf. Sie ist also einzig und allein eine Folge der plötzlichen Erhellung, nicht eine kombinierte Wirkung von Licht und Dunkelheit.

4. Längere Vor- und Nachbelichtung mit niederer Intensität ist von keinem erkennbaren Einfluß auf die durch kurzdauernde Einwirkung höherer Intensität veranlaßte Wachstumsreaktion.

5. Wird eine seit längerer Zeit wirkende Beleuchtung durch kurze Verdunkelung unterbrochen, so ruft der erneute Lichtreiz nur eine erhebliche Wachstumsverminderung hervor, die in Lage und Ausdehnung der anfänglichen Hemmung bei der typischen Reaktion gleichkommt. Der Übergang von Licht zu dauernder Dunkelheit hat keinen direkten Einfluß auf den Gang des Wachstums.

6. Geringe Temperaturschwankungen um etwa 1^0 C verändern den Wachstumsverlauf nicht merklich.

Plötzliche Veränderung der Temperatur um 10 bis 12^0 C bewirkt dagegen ganz ähnliche Erscheinungen, wie sie für intensive Belichtung festgestellt wurden. Für die in beiden Fällen gleich zu Beginn der Änderung eintretende starke Verlängerung der Koleoptile konnte eine sichere Erklärung nicht gegeben werden. Vielleicht handelt es dabei gar nicht um physiologische, sondern um rein physikalische Wirkungen von Licht und Temperatur oder allein der Temperatur.

7. Die durch Belichtung hervorgerufenen Änderungen der Transpiration sind nur von ganz untergeordneter Bedeutung für die eintretende Reaktion.

In allerneuester Zeit, nachdem die in dieser Arbeit veröffentlichten Untersuchungen im wesentlichen bereits abgeschlossen waren (vgl. Ber. d. d. bot. Ges. 1914, S. 173), berichtet A. H.

Blaauw (1914) in einer vorläufigen Mitteilung[1] über einige Versuche, deren Ergebnis mit dem meiner eigenen Beobachtungen über die Wirkung kurzer Belichtungen auf den Wachstumsverlauf ziemlich übereinstimmt. Es ist deshalb notwendig, etwas näher auf diese Veröffentlichung einzugehen. Blaauw wandte eine ganz ähnliche Untersuchungsmethode an; vor allem nahm er seine Messungen ebenfalls in kurzen Zwischenräumen von je 2 Minuten vor, und zwar mittels eines vierzigfach vergrößernden Fernrohrs, dessen Gesichtsfeld bei jeder Ablesung durch das Licht einer roten Lampe erhellt wurde. Als Versuchsobjekt dienten ihm Sporangienträger von Phycomyces, die sich schon bei phototropischen Untersuchungen als recht empfindlich gegen Licht erwiesen haben. Sie wurden in einem Glasgefäß eingeschlossen, bei sehr konstanter Temperatur und Feuchtigkeit kultiviert und beobachtet. Um eine allseitig gleich starke Beleuchtung der Versuchspflanze zu erzielen, ließ nun aber Blaauw das weiße Licht der elektrischen Lampe nicht vertikal von oben her auf den Sporangienträger einwirken, sondern er bediente sich acht kleiner Spiegel, die gleichmäßig um das Untersuchungsobjekt verteilt und unter 45° Neigung aufgestellt waren. Durch diese Spiegel wurde das senkrecht von oben einfallende Licht auf den Sporangienträger geworfen, der, wie bemerkt, vor der direkten Wirkung des Lichts geschützt war. Die Lichtintensität betrug für jede der acht Seiten 14 M.-K., die Dauer der Einwirkung meist 15 Sekunden. Blaauw verwendete also ganz bedeutend geringere Lichtmengen als sie sich in meinen Versuchen als nötig erwiesen haben. Seine Beobachtungen ergaben folgendes:

Innerhalb eines Zeitraums von etwa drei Minuten nach Aufhören der Belichtung blieb die Wachstumsintensität ungefähr die gleiche. Dann begann ein starkes Ansteigen der Zuwachskurve, das nach 5 bis 8 Minuten zu einem Maximum führte. Die hier gemessene Wachstumsgeschwindigkeit übertraf den vorher im Dunkeln festgestellten Wert um das Doppelte bis Dreifache. Es setzte nun aber sofort eine ebenso rasche Verminderung der Zuwachsgrößen ein, so daß diese nach weiteren 4 bis 8 Minuten ihren früheren Betrag wieder erlangt hatten,

[1]) Die ausführliche Publikation, Zeitschr. f. Bot. Bd. 6, S. 641, konnte ich nicht mehr berücksichtigen.

in einzelnen Fällen sogar für kurze Zeit unter diesen heruntergingen. Eine Blaauws Mitteilung (S. 779) entnommene Zahlenreihe sei als Beispiel angeführt:

0,36 0,33 Licht! 0,40 0,50 0,75 0,75 0,50 0,50 0,35 0,38

Die Zahlen bedeuten Znwachswerte pro Minute in Teilen der Okularmikrometerskala. Sie geben die Wirkung einer achtseitigen Belichtung mit 14 M.-K. Intensität und von 15 Sekunden Dauer auf den Wachstumsverlauf eines im Dunkeln kultivierten Sporangienträgers von Phycomyces wieder. Ein bemerkenswerter Unterschied dieser Zahlenreihe gegenüber den Resultaten meiner oben gebildeten Versuche liegt darin, daß Blaauw keine anfängliche Hemmung des Wachstums durch die Belichtung gefunden hat, auch an anderen Stellen seiner vorläufigen Mitteilung erwähnt er davon nichts. Aus einigen der darin veröffentlichten Tabellen könnte man wohl herauslesen, daß auch in seinen Versuchen eine solche Hemmung auftrat (siehe Tab. II, IV und V bei Blaauw), da aber Blaauw nur Mittelwerte der Zuwachsgrößen pro Minute, aus seinen alle zwei oder mehr Minuten angestellten Beobachtungen berechnet, angibt, nicht aber die Zuwachswerte der einzelnen Minuten selbst gemessen hat, so läßt sich das Bestehen einer Wachstumshemmung nicht mit Sicherheit behaupten, zumal in den angeführten Tabellen das Sinken der Zuwachskurve gerade zu der Zeit eintritt, in der die Belichtung vorgenommen wurde. Im übrigen aber zeigen meine Beobachtungen eine erfreuliche Übereinstimmung mit denen Blaauws. Daß in seinen Versuchen schon so viel geringere Lichtmengen genügten, um die besprochene Reizerscheinung, die »photo-growth-reaction«, wie Blaauw sie benennt, hervorzurufen, mag mit der höheren Empfindlichkeit seines Versuchsobjektes, einer einzelligen Pflanze, hinlänglich begründet sein.

Mit Hilfe der »photo-growth-reaction« sucht nun Blaauw das Zustandekommen positiver und negativer phototropischer Krümmungen zu erklären. Ohne weiter auf diese Erörterungen einzugehen, sei nur erwähnt, daß die Darlegungen Blaauws nicht sehr überzeugend wirken. Sie könnten auch höchstens für einzellige, glashelle Pilzhyphen zutreffen, keinesfalls aber können sie uns irgendwelche Aufklärung über die Vorgänge bei vielzelligen phototropischen Organen, Sprossen und Wurzeln höherer Pflanzen geben.

III. Abschnitt.

Spätere Wirkungen des Lichts auf das Wachstum.

1. Einfluß der Beleuchtung auf die Wachstumsgeschwindigkeit.

A. Weißes Licht.

Bei Besprechung der Veränderung, die durch eine vorübergehende plötzliche Erhellung im Wachstumsverlauf der Koleoptile bewirkt werden, mußte uns besonders auffallen, daß das Licht nach einer anfänglichen Wachstumshemmung eine sehr viel bedeutendere Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit hervorzubringen vermag. Daß diese Beschleunigung eine reine Folge der Beleuchtung ist, wurde durch die Versuche mit längerer Belichtung überzeugend bewiesen; denn hier trat die Wachstumssteigerung ebenso auf, wie nach kurzen Lichtwirkungen, und zwar noch unter dem Einfluß der fortdauernden Beleuchtung. Bemerkenswert war ferner, daß ihre Stärke genau die gleiche, ihre Dauer aber eine erheblich längere war, als in den Versuchen mit vorübergehender Belichtung (vgl. S. 224).

In beiden Fällen, sowohl bei kurzer wie bei längerer Beleuchtung, blieb auch nach Überschreiten des Maximums die Wachstumsgeschwindigkeit meist noch für einige Zeit über dem vor Beginn der Belichtung festgestellten Werte. Diese durch die Wirkung des Lichts hervorgerufene Wachstumssteigerung hielt in den Versuchen mit kurzer Belichtungszeit (II, 1, A) noch bei einer Intensität von 1500 M.-K. während der Dauer der ganzen Beobachtung ($2^1/_2$ Stunden nach Beginn der Belichtung) an. Bei 12000 M.-K. war sie bereits nach $1^1/_2$ Stunden zu Ende, bei 48000 M.-K. trat sie überhaupt nicht mehr hervor (vgl. S. 216). In den Versuchen mit längerer Beleuchtung war die Dauer der Wachstumsförderung eine geringere, schon bei 1000 M.-K. betrug sie nur noch etwa eine Stunde. Zur Erläuterung dieser Verhältnisse möge die Tabelle 15, S. 242, dienen, die aus einer Anzahl von Versuchen der Tabellen 8, 9 und 11 zusammengestellt wurde. Die dort angeführten Zuwachsgrößen pro 3 Minuten sind in halbstündliche Verlängerungen der Koleop-

tile umgerechnet worden, um einen besseren Überblick über die starken Veränderungen der Wachstumsgeschwindigkeit zu geben.

Tabelle 15.

Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit nach Belichtung mit verschiedener Intensität bei kurzen und längeren Belichtungszeiten.

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Versuchs-nummer	Licht-intensität	Be-lichtungs-zeit	Halbstündliche Zuwachsgrößen					
			vor der Belichtung	nach der Belichtung				
15	100 M.-K.	9 Min.	762	618	866	869		
16	100 „	15 „	545	450	830	608		
20	1000 „	15 „	561	501	759	545		
21	1500 „	15 „	675	603	1143	840	759	755
24	12000 „	15 „	693	399	744	528	318	
27	400000 „	15 „	581	311	432	261	129	
38	16 M.-K.	dauernd	427	362	504	434		
39	16 „	„	600	518	754	622	690	
40	100 „	„	666	586	776	742		
41	100 „	„	790	604	916	782		
44	1000 „	„	560	417	606	520		

Wir bemerken in der ersten halben Stunde nach Beginn der Beleuchtung (Spalte 5) stets ein je nach der Lichtintensität mehr oder minder starkes Sinken der Wachstumsgeschwindigkeit, das dem ersten Stadium der Reaktion auf plötzliche Erhellung der anfänglichen Hemmung entspricht. In der folgenden halben Stunde ist, abgesehen von den höchsten Intensitäten, der Zuwachs bedeutend größer als vor der Einwirkung des Lichts (Spalte 6), und je nach der Lichtintensität hält diese Wachstumssteigerung, wie soeben geschildert wurde, noch mehr oder minder lange Zeit an. Die in Spalte 6 angeführten Werte entsprechen also dem Maximum der bekannten Reaktion; die noch folgenden Spalten 7, 8, 9 zeigen das darauf eintretende langsame Sinken der Wachstumskurve. Weiter wurde die mikroskopische Beobachtung aus den S. 206 angeführten Gründen nicht fortgesetzt.

Es war nun aber von besonderem Interesse, diese auffallende Tatsache, daß durch Belichtung eine Wachstumssteigerung hervorgerufen wird, weiter zu verfolgen; denn die bisherige, auf älteren Beobachtungen basierende Ansicht lautet dahin, daß

das Licht die Wachstumsgeschwindigkeit stets verlangsamt. Eine sehr genaue Verfolgung des Wachstumsverlaufs in kurzen Zeitintervallen war zu diesem Zweck nicht nötig; es genügten vielmehr, wie aus Tabelle 15 hervorgeht, Messungen in Abständen von 30 Minuten vollkommen, um stärkere Veränderungen der Wachstumsgeschwindigkeit festzustellen. Die Versuchsanstellung war die folgende. Aus einer größeren Anzahl von gleich alten, etiolierten Haferkeimlingen, die auf die früher beschriebene Weise (vgl. S. 196) in kleine Glaszylinder eingepflanzt waren, wurden einige Stunden vor Beginn der Beobachtung zwei genau gleich entwickelte Koleoptilen von etwa 10 mm Länge ausgesucht und auf den Beobachtungstisch in das Gesichtsfeld der beiden Horizontalmikroskope gebracht. Das Vorrücken der Koleoptilspitze wurde alle halbe Stunde an der Okularmikrometerskala abgelesen; es war deshalb die Vergrößerung bedeutend schwächer gewählt, als in den Versuchen mit kurzen Ablesungsintervallen (1 Teilstrich entsprach 50 resp. 58 μ). Nachdem zunächst einige Beobachtungen in Dunkelheit gezeigt hatten, daß die Wachstumsgeschwindigkeit beider Keimlinge von genügender Übereinstimmung war, wurde die eine Koleoptile vertikal von oben mit der zu untersuchenden Intensität belichtet, die andere mit einem lichtdichten Dunkelsturz bedeckt. Zur Vermeidung von größeren Unterschieden in der Transpiration war über den »Lichtkeimling«, wie er im Gegensatz zum »Dunkelkeimling« kurz genannt werden soll, ein dünnes Becherglas von der Größe des Dunkelsturzes gestülpt. Beim Messen wurde das Licht für die Dauer einer halben Minute ausgedreht und die Ablesungen bei rotem Licht vorgenommen.

Der bedeutendste Mangel dieser Untersuchungsmethode beruht offenbar darin, daß es fast ganz dem Zufall überlassen war, ob der Wachstumsverlauf der beiden Keimlinge auch weiterhin so parallel gehen würde, daß alle nach Beginn der Belichtung eintretenden Veränderungen der Wachstumsgeschwindigkeit des einen Keimlings allein dem Einfluß des Lichts, nicht aber irgendwelchen inneren Ursachen zuzuschreiben waren. Da aber bei Verwendung einer größeren Anzahl von Keimlingen die Messungen der Zuwachsgrößen keinesfalls mit solcher Genauigkeit auszuführen war, so behielt ich diese Beobachtung

einzelner Koleoptilen bei. Um jedoch die individuellen Verschiedenheiten einigermaßen auszugleichen, wurde jeder Versuch mehrmals wiederholt; dafür allerdings nur verhältnismäßig wenige Lichtintensitäten auf ihre Wirkung hin untersucht. Ferner beschränkte ich mich darauf, den Einfluß dauernder Belichtung zu beobachten, da hier die Veränderungen der Wachstumsgeschwindigkeit bedeutend stärker sind, als bei kurzen Belichtungen mit gleicher Intensität, und da es mir vor allem auch darauf ankam, zu untersuchen, wie lange die wachstumsfördernde Wirkung des Lichts bei dauernder Einwirkung desselben anhalten würde. Auf die weit schwierigere Beobachtung der späteren Erfolge kurzer Lichtwirkungen konnte ich nicht eingehen; doch ist aus den Ergebnissen der im II. Abschnitt S. 224 geschilderten Untersuchungen mit ziemlicher Sicherheit zu entnehmen, daß es sich hierbei nur um quantitative Unterschiede gegenüber den Wirkungen dauernder Belichtung handelt[1].

Aus den angestellten Beobachtungen ging folgendes hervor: Bei Verwendung einer Intensität von 1600 M.-K. blieben die Zuwachsgrößen des Lichtkeimlings während der ganzen Beobachtungsdauer (7 Stunden nach Beginn der Belichtung) unter den für die Dunkelpflanze gemessenen Werten. Eine Förderung des Wachstums durch das Licht trat hier überhaupt nicht mehr hervor (vgl. Tabelle 16, S. 245).

Das Maximum der auf die Erhellung folgenden Reaktion ist demnach bei dieser Intensität so wenig stark, daß es bei halbstündiger Messung nicht zur Geltung kommt.

Weniger sicher war das Resultat der Versuche mit 1000 M.-K. Lichtintensität (Tabelle 17, 18, 19, S. 245). In einem Falle übertraf der Zuwachs der Lichtpflanze nur im Reaktionsmaximum den der Dunkelpflanze (Tabelle 17; vgl. Tabelle 15, Versuch 44, Spalte 6), und in einem zweiten Versuch (Tabelle 18) trat, wie bei 1600 M.-K., eine Förderung gar nicht mehr hervor. Die dritte Beobachtung

[1]) Das zeigt z. B. ein Vergleich der Versuche 21 und 44 in Tabelle 15. Bei viertelstündiger Einwirkung von 1500 M.-K. (Versuch 21) dauert die Wachstumssteigerung in diesem Falle $2^1/_2$ Stunden; bei dauernder Belichtung mit nur 1000 M.-K. (Versuch 44) tritt sie dagegen nur in Spalte 6 hervor. Doch sind die individuellen Verschiedenheiten meist sehr bedeutend.

Tabellen 16 bis 25.

Zuwachswerte in Mikren; im allgemeinen in aufeinanderfolgenden halben Stunden. Wenn diese halbstündigen Zuwüchse aus längeren Zeiträumen als Mittelwerte errechnet sind, gibt eine Anmerkung diesen Zeitraum an. ⟶ Licht.

Tabelle 16.
1600 M.-K.

Dunkelpflanze	Lichtpflanze
760	720 —
637	652 +
⟶	⟶
675	601 —
627	504 —
934[1]	607 —[1]
1017	630 —
969	731 —
969	727 —
941	680 —
1045	652 —
969	702 —
931	648 —

[1]) Mittel aus 2 h.

Tabelle 17.
1000 M.-K.

Dunkelpflanze	Lichtpflanze
450	466 +
476	460 —
⟶	⟶
442	420 —
476	480 +
499	430 —
482	390 —
465	415 —
516	490 —
528	545 +
562	550 —
511	500 —
471	500 —

Tabelle 18.
1000 M.-K.

Dunkelpflanze	Lichtpflanze
465	500 +
⟶	⟶
505	490 —
562	360 —
510	500 —
493	400 —
567	455 —
448	455 +

Tabelle 19.
1000 M.-K.

Dunkelpflanze	Lichtpflanze
404	350 —
330	320 —
382	365 —
385[2]	392 +[2]
⟶	⟶
467	315 —
473	395 —
359	455 +
405	480 +
427	435 +
410	510 +
427	495 +
604	545 —
627	525 —

[2]) Mittel aus 2 h 45

Tabelle 20.
400 M.-K.

Dunkelpflanze	Lichtpflanze
427	421 —
499	492 —
475	484 +
617	587 —
654[3]	652 —[3]
⟶	⟶
637	518 —
523	706 +
646	756 +
⟶	⟶
931	781 —
817	576 —
770	601 —
784	536 —

[3]) Mittelwert.

Tabelle 21.
200 M.-K.

Dunkelpflanze	Lichtpflanze
525	530 +
⟶	⟶
692[4]	743 +[4]
673	755 +
650	635 —
826	735 —
804	695 —

[4]) Mittel aus 3 h 30.

Tabelle 22.
100 M.-K.

Dunkelpflanze	Lichtpflanze
450	349 —
490	381 —
445	375 —
⟶	⟶
570	470 —
678	650 —
633[5]	755 +[5]
542	710 +
479	580 +
513	595 +
519	565 +
507	525 +
496	510 +
547	570 +
587	550 —
610	490 —

[5]) Mittel aus 3 h.

Tabelle 23.
16 M.-K.

Dunkelpflanze	Lichtpflanze
323	349 +
342	324 —
323	326 +
⟶	⟶
446	302 —
524	410 —
513	399 —
542	384 —
590	437 —
613	750 +
611	692 +
630	681 +
651	703 +
646	720 +
655	738 +
703	767 +
636	709 +
713	756 +
665	720 +
665	738 +
684	774 +
646	742 +

(Tabelle 19) dagegen ergab ein allerdings erst eine Stunde nach Beginn der Belichtung einsetzendes stärkeres Wachstum der Lichtpflanze, das 2 Stunden lang anhielt. Vergleichen wir aber die beiden Zahlenreihen der Tabelle 19 etwas genauer miteinander, so bemerken wir bei der Dunkelpflanze gerade eine Stunde nach Anfang der Lichtwirkung ein plötzliches Sinken der Wachs-

Tabelle 24.

Nach $14^1/_2$ stündiger Vorbelichtung mit 16 M.-K.

Dunkelpflanze	Lichtpflanze
665	565 —
755	630 —
1055	673 —
751	587 —
1112	749 —[1]
1080	750 —
1117	781 —
1758	1703 —
1065	943 —
1026	759 —
779	756 —
884	720 —
779	796 +

[1]) Mittelwert.

Tabelle 25.

Nach 15 stündiger Vorbelichtung mit 5 M.-K.

Dunkelpflanze	Lichtpflanze
583	650 +
597	600 +
635	565 —
587	455 —

Tabelle 26.

Dunkelpflanze	Lichtpflanze
370	331
266	306
	→
276	270
333	252
342	360
226	240
399	436
408	454
959[2]	986[2]
494	501
473	498
437	468
nach 15 Stunden Pause	
701	425
735	417
922	583
945	767
855	637
503	371
1092	724
912	508
993	644
855	601

[2]) Wert aus 1 h.

tumsgeschwindigkeit, die für die Dauer von $2^1/_2$ Stunden auf relativ niederen Werten verharrt. Da sich sämtliche Keimlinge im aufsteigenden Ast der großen Periode befinden, so ist diese vorübergehende Abnahme der Zuwachsgrößen durch irgendwelche unbekannten Störungen hervorgerufen. Die so spät erst beginnende Förderung des Wachstums durch Licht von 1000 M.-K., die sich aus dem Vergleich der erhaltenen Zahlen ergibt, ist also sicher nur eine scheinbare, so daß wir aus der Betrachtung aller drei Versuche den Schluß ziehen können, auch bei dauernder Belichtung mit 1000 M.-K. Intensität tritt eine Wachstums-

steigerung bei dieser Art der Messung nicht hervor. Wurde die Lichtintensität weiter auf 400 M.-K. vermindert, so machte sich ein deutliches stärkeres Wachstum der Lichtpflanze auf die Dauer von etwa 2 Stunden geltend (Tabelle 20, S. 245). Bei 200 M.-K. hielt dies Stadium 4 bis $4^1/_2$ Stunden an (Tabelle 21, S. 245); erst nach dieser Zeit sank die Wachstumsgeschwindigkeit des Lichtkeimlings unter die der dunkel gehaltenen Koleoptile.

Was die Wirkung einer Belichtung von 100 M.-K. Stärke anbetrifft, so fand sich hier in 3 Versuchen übereinstimmend eine Förderung der Zuwachsgrößen durch das Licht von 6 bis 8 Stunden Dauer (Tabelle 22, S. 245). Ein vierter Versuch verlief ergebnislos, da auch hier der Dunkelkeimling nach einiger Zeit eine unerklärliche Verminderung der Wachstumsintensität zeigte und somit als Vergleichspflanze nicht mehr tauglich war.

Bei 16 M.-K. konnte das Ende der wachstumsbeschleunigenden Wirkung des Lichts an einem Beobachtungstage gar nicht mehr festgestellt werden. Noch 9 Stunden nach Beginn der Belichtung zeigte der Lichtkeimling ein bedeutend stärkeres Wachstum als die Dunkelpflanze (Tabelle 23, S. 245). Es wurde deshalb in den weiteren Versuchen des abends mit der Belichtung begonnen und erst am nächsten Morgen die Wachstumsgeschwindigkeit gemessen. Auf diese Weise ergab sich, daß die Förderung durch Licht von 16 M.-K. weniger als 14 Stunden anhält (Tabelle 24, S. 246); ihre Dauer wird also zwischen 10 und 13 Stunden betragen.

Genauer wurde diese Zeit für 5 M.-K. Lichtintensität bestimmt. In zwei Versuchen trat der Umschwung von der beschleunigenden zur retardierenden Wirkung des Lichts nach 16 Stunden in Tabelle 25, S. 246, in zwei andern war er nach dieser Zeit schon vollzogen. Da aber die belichtete Pflanze zu Beginn der Beobachtung stets deutlich länger war als die verdunkelte, in der Nacht also stärker gewachsen sein mußte, so kann die Dauer der Wachstumsförderung nicht viel weniger als 15 bis 16 Stunden betragen. Daß eine solche überhaupt vorhanden, zeigt außer der erwähnten, schon ohne Messung sichtbaren Förderung der Lichtpflanze auch der in Tabelle 26, S. 246, dargestellte Wachstumsverlauf der beiden Keimlinge eines Versuchs mit

5 M.-K., der in diesem Falle von Beginn der Belichtung beobachtet wurde.

Bei Bestrahlung der Koleoptile mit sehr schwachem Licht von 0,5 M.-K. Intensität ist endlich die Wachstumsbeschleunigung eine recht lang dauernde. Da die Wirkung dieses Lichts eine viel zu geringe ist, als daß sie in der bisherigen Weise direkt mikroskopisch beobachtet werden könnte, so wurde das auf folgende Weise festgestellt. Von zwei unter genau gleichen Bedingungen aufgezogenen Haferkulturen wurde die eine 24 Stunden mit 0,5 M.-K. belichtet, die andere dunkel gehalten; Temperatur und Luftfeuchtigkeit waren ganz übereinstimmend. Nach Beendigung der Belichtung wurden die Keimlinge abgeschnitten und gemessen; die belichtete Kultur zeigte eine mittlere Koleoptillänge von 50,0 mm, während der entsprechende Wert bei der dunkel gehaltenen Kultur nur 44,4 mm betrug. Die wachstumsfördernde Wirkung dieses schwachen Lichts dauert also recht lange an. Daß übrigens die mittleren Koleoptillängen solcher Kulturen unter gleichen Außenbedingungen bis auf etwa 1 bis 1,5 mm übereinstimmen, wird später noch zu zeigen sein (vgl. S. 253).

B. Rotes Licht.

Bei allen Arbeiten im Dunkelzimmer ist die Verwendung roten Lichts ganz unerläßlich, da Beobachtungen und Ablesungen in absoluter Dunkelheit nicht auszuführen sind. Da es sich in diesen Untersuchungen gerade über den Einfluß des Lichts auf das Wachstum handelt, so wurde auch jede nicht unbedingt notwendige Bestrahlung der Versuchspflanzen mit dem sehr schwachen Licht der roten Beobachtungslampe nach Möglichkeit vermieden. Wie schon S. 207 hervorgehoben und begründet wurde, kamen aber die zum Versuch ausgewählten Keimlinge bereits mehrere Stunden vor Beginn der Ablesungen unter die Wirkung dieser Lampe, um sich an den Einfluß des roten Lichts anzupassen. Daß ein solcher vorhanden war, lehrte das merklich stärkere Wachstum der damit bestrahlten Keimlinge im Vergleich zu Dunkel gehaltenen.

Diese oft gemachte Beobachtung war der Anlaß, einige besondere Versuche über die Wirkung roten Lichts auf das

Wachstum auszuführen. Als Lichtquelle dienten Metallfadenbirnen von 5 und 10 M.-K. Intensität, die in größere Überbirnen aus Rubinglas eingeschlossen waren (vgl. S. 196). Keimlinge von Avena, die diesem Licht beliebig lange Zeit ausgesetzt waren, zeigten keine Andeutung von phototropischen Krümmungen, wohl aber, wie erwähnt, eine deutliche Förderung des Wachstums.

Um diese Wirkung des roten Lichts näher zu untersuchen, wurde von zwei möglichst übereinstimmenden Haferkulturen mit je 30 bis 40 ausgewählten Keimlingen die Kultur A 24 Stunden lang mit dem Licht der 20 cm entfernt stehenden roten Lampe (Innenbirne 10 N.-K.) bestrahlt, die Vergleichskultur B dagegen vollständig dunkel gehalten. Um die Leuftfeuchtigkeit gleich zu halten, war die Kultur A mit einem dünnwandigen Becherglas von der Größe des Dunkelsturzes der Kultur B bedeckt. Infolge der stärkeren Wärmeabsorption dieses schwarzgestrichenen Blechsturzes war die Temperatur bei B stets 0,4 bis 0,6° C höher als bei A: sie betrug in allen Versuchen 25 bis 26° C. Trotz dieser Temperaturdifferenz zugunsten der verdunkelten Keimlinge, blieb deren Zuwachs stets merklich hinter dem der belichteten Koleoptilen zurück, wie die sofort nach Aufhören der Belichtung ausgeführte Messung zeigte. In Tabelle 27 werden die erhaltenen Mittelwerte angegeben; wie man sieht, betragen die Differenzen 1 bis 3 mm mehr als der hier in Betracht kommende Versuchsfehler von etwa 1 mm (vgl. S. 253).

Tabelle 27.

Einfluß des roten Lichts auf die Wachstumsgeschwindigkeit der Koleoptile.

	A (belichtet)	B (verdunkelt)	Differenz
Versuch I	59,8	57,3	+ 2,5
„ II	55,7	51,3	+ 4,4
„ III[1]	64,9	61,2	+ 3,7

Daß diese Differenzen so gering sind hat seinen Grund zum Teil wohl auch in dem entgegenwirkenden Temperaturunter-

[1]) Die genauen Daten des Versuchs III sind folgende:

	Anfangslänge	Zuwachs	Endlänge	(nicht ausgewachsen)
Kultur A	44,1	20,8	64,9	
Kultur B	43,7	17,5	61,2	

schied, hauptsächlich aber in der sehr geringen Lichtstärke, auf die ich mich in diesen Versuchen beschränken mußte.

Die angestellten Beobachtungen genügten, um zu zeigen, daß rotes Licht von schwacher Intensität nur geringen Einfluß auf die Wachstumsgeschwindigkeit besitzt und daß es genau ebenso wie weißes Licht von sehr geringer Stärke das Wachstum für längere Zeit fördert. Interessant ist die Tatsache, daß Lichtstrahlen, die phototropisch vollkommen unwirksam sind, doch von deutlichem Einfluß auf das Wachstum sein können.

Die bisher geschilderten Untersuchungen haben als wesentlichstes Resultat ergeben, daß durch Licht von nicht allzu hoher Intensität (vgl. S. 244) eine Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit erzielt werden kann, deren Dauer mit sinkender Intensität ständig zunimmt. Diese vorübergehende Wachstumsförderung durch Belichtung wurde allerdings erst für die Koleoptile von Avena, die eines der empfindlichsten und reaktionsfähigsten Objekte gegen Lichtreiz darstellt, nachgewiesen. Weitere Untersuchungen werden nun zu zeigen haben, in welchem Umfang sich eine wachstumsfördernde Wirkung des Lichts auch bei andern Pflanzen, besonders bei Sprossen und Wurzeln der Dikotylen, findet, auf die das Licht ja vorzugsweise hemmenden Einfluß hat.

In der Literatur findet sich nur eine Arbeit von H. Jakobi (1911), in der bereits von einer Wachstumssteigerung durch Belichtung die Rede ist. Da dies Resultat in der Arbeit Jakobis auf ganz andere Weise erhalten wurde als in meinen Untersuchungen, und da es in wesentlichen Punkten hiervon abweicht, so ist eine kurze Besprechung der Veröffentlichung Jakobis notwendig.

Jakobi verwendete zu ihren Versuchen Keimpflanzen von Phaseolus, Triticum und Sinapis, die von der Seite durch Kohlenfadenlampen verschiedener Intensität belichtet wurden. »Die Messung der Keimlinge erfolgte vor und nach der Beleuchtung und dann jeden folgenden Tag zur selben Stunde bei rotem Licht; später in großer Entfernung von schwachem gelben Licht, das«, wie die Verfasserin bemerkt, »ohne weiteren Einfluß

war.« Jakobi zog also die Beobachtung einer größeren Anzahl von Keimlingen der genauen mikroskopischen Verfolgung des Wachstumsverlaufs einzelner Pflanzen vor. Daß sie die Messung der Versuchspflanzen nur alle 24 Stunden vornahm, erscheint uns recht wenig geeignet zur Erkennung der durch Beleuchtung bewirkten Veränderungen des Wachstums. Ferner waren die äußeren Bedingungen so wenig konstant, daß ein Vergleich der in verschiedenen Versuchsreihen gewonnenen Resultate einiges Mißtrauen erwecken muß, besonders da die verglichenen Versuche manchmal zu ganz verschiedenen Jahreszeiten ausgeführt wurden. »Die Temperatur in der Dunkelkammer schwankte zwischen 16 und 20° C. Sie stieg bei der Lichtintensität von 100 Normalkerzen in einer Entfernung von 1 m z. B. von 20 auf 22°. Auf eine Vorrichtung zwecks Wärmeabsorption wurde verzichtet. Die Feuchtigkeit des Raumes erwies sich als konstant, sie betrug im Mittel 49%.«

Jakobi formuliert ihre Resultate folgendermaßen (S. 1029):

1. »War die Lichtquelle eine künstliche, und zwar Kohlenfadenlampen in der Stärke von 100 bis zu 0,55 Normalkerzen, deren Licht durch eine konstante Zeit einwirkte, so trat z. B. bei 2 Stunden Belichtung, nach Übertragung ins Finstere, eine Retardierung des Längenwachstums der Keimlinge von Bohnen, Weizen und Senf ein, jedoch nur bei Lichtstärken von 100 bis 25 Normalkerzen. Sank die Intensität noch weiter, so zeigte sich eine Beschleunigung im Vergleiche zu der konstant verdunkelten Pflanze. Sowohl die Verlängerung als auch die Verkürzung kann eine dauernde bleiben.«

2. »Bei konstanter Intensität des Lichtes, und zwar 100 Normalkerzen, jedoch bei wechselnder Einwirkungsdauer desselben (12 bis 15 Sekunden), auf die etiolierten Keimlinge von Phaseolus vulgaris, Triticum vulgare, Sinapis alba trat ebenfalls 24 Stunden nach erfolgter Beleuchtung, dann im Dunkeln Retardierung ein, jedoch nur bis zu einer bestimmten Zeitgrenze. Diese war bei den genannten Arten verschieden: von 2 Minuten bis zu 1 Minute. Währte die Belichtung noch kürzere Zeit, so trat Beschleunigung des Längenwachstums ein.«

Hieraus ergibt sich, daß Jakobi zweierlei Lichtwirkungen unterscheidet; sie findet Förderung des Wachstums, wenn die

Lichtmenge eine geringere war, Hemmung dagegen nach Einwirkung großer Lichtmengen. Nach den Ergebnissen der in Abschnitt II und III dieser Arbeit geschilderten Untersuchungen ist dieses Resultat nicht richtig. Auch bei Einwirkung großer Lichtmengen tritt, wie oft hervorgehoben wurde, anfangs eine Förderung des Wachstums ein. Diese ist jedoch nach 24 Stunden, also der Zeit, nach der Jakobi ihre erste Beobachtung vornahm, längst wieder ausgeklungen, während sie bei schwachen Intensitäten so lange und noch länger anhält.

2. Einfluß des Lichts auf die Endlänge.

Wir sahen im ersten Teil dieses Abschnitts, daß auf die durch plötzlichen Lichteinfall hervorgerufene Reaktion (anfängliche Hemmung und maximale Steigerung des Wachstums) bei Lichtwirkungen von nicht allzu hoher Intensität eine Förderung der Wachstumsgeschwindigkeit folgt, die je nach Stärke und Wirkungsdauer des verwendeten Lichts mehr oder minder lange anhält. Wie aus den Tabellen 15 bis 22 und 24 bis 26 zu ersehen ist, tritt späterhin eine Abnahme der Zuwachsgrößen im Vergleich zur Dunkelpflanze ein, die stets dazu führt, daß eine belichtete Koleoptile ihr Wachstum früher einstellt und daß sie eine geringere Endlänge erreicht, als eine unbelichtete. Es wurde schon früher (S. 202) hervorgehoben, daß wir gerade in der Endlänge der Koleoptile ein ziemlich empfindliches und leicht bestimmbares Maß für die Wirkung derjenigen Außenfaktoren besitzen, die wie Wärme und Licht von besonders starkem Einfluß auf die Wachstumsgeschwindigkeit dieses Organs sind. Die Abhängigkeit der Koleoptillänge von der Temperatur ist schon im ersten Abschnitt eingehender berücksichtigt worden; es ergab sich dort, daß die Länge der Koleoptile mit steigender Temperatur im großen ganzen abnimmt (vgl. Tabelle 4, S. 203). Ferner stellten wir fest, daß auch mit steigender Lichtintensität ihr Wert vermindert wird (Tabelle 2, S. 199 und S. 204); und zahlreiche Beobachtungen lehrten, daß überhaupt jede kürzere oder längere Belichtung bewirkt, daß die Koleoptillänge geringer bleibt, als bei verdunkelten Keimlingen, die unter sonst gleichen Bedingungen wachsen.

Die Abhängigkeit der Endlänge vom Licht wurde nun etwas genauer untersucht; besonders war es von Interesse, einmal die untere Grenze dieser Wirkung des Lichts festzustellen. Da es hierbei darauf ankam, die individuellen Verschiedenheiten möglichst auszugleichen, so wurde auf die Aufzucht übereinstimmender Keimlingskulturen besondere Sorgfalt verwendet. Aus einer größeren Menge eingequellter Haferfrüchte wurden gleichgroße und gesunde Körner ausgesucht, geschält und auf gut abgespülten Filtrierpapier im Dunkelschrank des Versuchszimmers zum Keimen gebracht. Nach 24 Stunden pflanzte ich die gleich weit entwickelten Keimlinge in größere Glasgefäße mit gleichmäßig angefeuchteter Erde und zwar in einer Anzahl von 40 bis 50 pro Kultur. Die Belichtung erfolgte stets am dritten Tage nach dem Einpflanzen, also zur Zeit der höchsten Wachstumsgeschwindigkeit (S. 198) und bei einer Keimlingslänge von 25 bis 40 mm. Dazu dienten Wotan-Metallfadenlampen von 5 bis 100 Normalkerzen, deren Licht entweder senkrecht von

Tabelle 28.

Koleoptil- und Blattlänge je zweier unter gleichen Bedingungen gehaltener Haferkulturen, gemessen am fünften Tage nach dem Einpflanzen in Erde.

	Versuch 1		Versuch 2		Versuch 3		Versuch 4	
	Kultur: A	B	A	B	A	B	A	B
Anzahl der Keimlinge	38	43	42	40	48	47	38	39
Länge der Koleoptile, mm	90,2	90,9	81,6	82,4	83,4	84,5	84,2	83,3
Relative Längen, mm	100	100,8	100	101	100	101,3	100	99
Länge des ersten Blattes.	114,4	113,3					107,6	108,8

oben, oder in späteren Versuchen von der Seite auf die in diesem Falle rotierenden Haferkeimlinge einwirkte. Nach der Belichtung kamen die Pflanzen wieder in den Dunkelschrank; die Messung der emporgewachsenen Koleoptilen wurde erst 24 bis 48 Stunden später durch Anlegen an einen mit 0,5 mm Teilung versehenen Maßstab ausgeführt; die Länge des ersten Laubblattes wurde besonders notiert.

Daß die auf diese Weise erhaltenen Mittelwerte zuverlässig waren, mögen die in Tabelle 28 angegebenen Messungen be-

weisen. Sie stellen die Mittelwerte aller Koleoptillängen bei zwei unter genau gleichen Bedingungen und in Dunkelheit aufgezogenen Kulturen A und B dar. Die Differenzen betragen etwa 1 %; mit einem solchen Versuchsfehler war also stets zu rechnen.

A. Abhängigkeit der Koleoptillänge von der Lichtmenge.

Es wurden zunächst einige Versuche über die Wirkung verschiedener Lichtmengen auf die Endlänge ausgeführt. Die Lichtintensität betrug konstant 100 M.-K., und nur die Dauer der Einwirkung variierte zwischen Bruchteilen einer Sekunde und vier Stunden. Während der Belichtung waren die Keimlinge zur Erzielung gleichmäßiger Luftfeuchtigkeit von einem großen Becherglas bedeckt, daneben stand die Kontrollkultur unter einem Dunkelsturz. Nur bei längeren Lichtwirkungen trat eine nennenswerte Erwärmung unter beiden Gefäßen ein, die bei den verdunkelten Pflanzen stets wenige Zehntel Grad stärker war als bei den belichteten. Die Resultate dieser Versuche sind in Tabelle 29 zusammengestellt.

Tabelle 29.

Einfluß verschiedener Lichtmengen auf die Endlänge der Koleoptile. Lichtintensität in allen Versuchen 100 M.-K.; die Belichtung erfolgte senkrecht von oben; gemessen wurde am fünften Tage nach dem Einpflanzen.

1	2	3	4	5	6	7	8
			Absolute Länge		Relative Länge		
	Belichtungszeit	Lichtmenge	Belichtet	Dunkel	Belichtet	Dunkel	Differenz
	Sekunden	M.-K.-S.	mm	mm	mm	mm	
a	0,1	10	99,2	99,1	100,1	100	— 0,1
b	0,5	50	97,6	98,3	99,3	100	+ 0,7
c	1	100	96,3	98,2	98,1	100	+ 1,9
d	10	1000	94,4	99,2	95,6	100	+ 4,4
e	150	15000	87,4	96,0	91,0	100	+ 9,0
f	300	30000	83,7	93,9	89,1	100	+ 10,9
g	600	60000	82,9	93,4	88,7	100	+ 11,3
h	1800	180000	78,9	91,3	86,4	100	+ 13,6
i	10800	1080000	72,0	89,5	80,4	100	+ 19,6
k	14400	1440000	71,2	91,7	77,6	100	+ 22,4

Wir bemerken, daß mit zunehmender Lichtmenge die Länge der ausgewachsenen Koleoptile ständig abnimmt (Spalte 4). Da

sämtliche Versuche natürlich nicht unter absolut gleichen Bedingungen ausgeführt werden konnten, so zeigen auch die Dunkelkulturen einige Verschiedenheiten in ihrer mittleren Koleoptillänge, die im Idealfalle ja vollkommen übereinstimmen müßte (Spalte 5). Wir werden deshalb eine rechte Vorstellung von dem Maß der Verkürzung bei den einzelnen Lichtmengen erst bekommen, wenn wir alle Werte der belichteten Pflanzen auf einen bestimmten Wert der Dunkelkulturen, z. B. 100, umrechnen. Aus diesen Zahlen geht hervor, daß sich schon bei der sehr geringen Lichtmenge von 100 M.-K.-S. die Wirkung des Lichts auf die Endlänge deutlich bemerkbar macht. Ferner nimmt bei geringen Lichtmengen die Verkürzung verhältnismäßig viel stärker zu als bei längeren Belichtungen. Ein ganz entsprechendes Resultat fanden wir bei der Zunahme der Lichtintensität bei Dauerbeleuchtung (vgl. Tabelle 2, S. 199); auch dort war die Verkürzung bei niederen Intensitäten eine relativ stärkere als bei höheren[1]. Weiter ist aus diesen Versuchen nichts zu entnehmen, und die Zahlen der Spalte 5 in Tabelle 29 lassen vermuten, daß auch bei sehr exakter Versuchsanstellung geringe Verschiedenheiten zwischen den Resultaten der einzelnen Versuche immer werden bestehen bleiben, die eine vergleichende Betrachtung der erhaltenen Zahlen nur in gewissen Grenzen zulassen.

Dagegen zeigen die Tabelle 28 und die Versuche a und b der Tabelle 29, daß bei Keimlingen, die in genügender Anzahl unter möglichst gleichen Bedingungen kultiviert werden, sehr große Übereinstimmung in der Endlänge der Koleoptile herrscht. Diese Beobachtung bildete den Ausgangspunkt zu folgenden Untersuchungen.

[1]) Es wurde S. 250ff. gesagt, daß rotes Licht sich in seiner Wirkung auf die Wachstumsgeschwindigkeit genau ebenso verhält, wie weißes Licht von sehr geringer Intensität. Auch der Einfluß des roten Lichts auf die Endlänge der Koleoptile entspricht dem schwachen weißen Lichtes; das geht, abgesehen von vielen gelegentlichen Beobachtungen, aus folgendem Versuch mit Sicherheit hervor. Kultur A wurde während der ganzen Wachstumsdauer der Koleoptile (5 Tage) mit dem Licht der 20 cm entfernt stehenden roten Lampe (Innenbirne = 16 N.-K.) bestrahlt, Kultur B wurde dunkel gehalten. Die mittleren Endlängen der belichteten und der verdunkelten Koleoptilen verhielten sich dann wie 67,2 zu 81,4 mm. Dies Resultat entspricht ungefähr einer dauernden Belichtnng mit weißem Licht von 5 bis 10 M.-K. Intensität (vgl. Tabelle 2).

B. Wirkung gleicher Lichtmengen (Reizmengengesetz).

Zwei möglichst übereinstimmende Keimlingskulturen wurden wie bisher unter genau gleichen Bedingungen gehalten und zur gleichen Zeit mit der gleichen Lichtmenge belichtet. Diese wurde jedoch bei Kultur A durch längere Belichtung mit niederer Intensität (1,25 bis 25 M.-K.), bei Kultur B durch kurzdauernde Einwirkung höherer Intensitäten (5—1600 M.-K.) hervorgebracht. Aus den früheren Versuchen hatte sich ergeben, daß Beleuchtung auf den Wachstumsverlauf der Koleoptile eine typische Reizwirkung ausübt, zu deren späteren Erfolgen die mehr oder minder starke Verkürzung der Koleoptillänge gehört (vgl. S. 224 und 252). Bei den jetzt zu besprechenden Untersuchungen war die Reizmenge (Lichtmenge) in beiden Fällen die gleiche, und es sollte nun festgestellt werden, ob auch ihre Wirkung, die Verminderung der Koleoptillänge, von gleicher Stärke sein würde.

Die Belichtung der Kulturen wurde wie üblich am dritten Tage nach dem Einpflanzen, und zwar von der Seite, also bei Rotation auf dem Klinostaten, vorgenommen. Um möglichst gleiche Lichtmengen zu erzielen, verwendete ich zur Beleuchtung der beiden Kulturen A und B eines Versuchs mit ververschiedener Intensität meist die gleiche Metallfadenbirne; nur bei sehr großen Differenzen (Tabelle 30, Versuche k, l, m) dienten dazu zwei Birnen (5 und 100 N.-K.), deren Lichtstärke photometrisch bestimmt war. Da es praktisch unmöglich war, die Belichtungen genau zur gleichen Zeit vorzunehmen, so wurde die kürzere Exponierung der Kultur B (hohe Intensität) an den Anfang oder das Ende der längeren Exponierung der Kultur A (niedere Intensität) verlegt. Dauerte die letztere aber sehr lange (4 bis 8 Stunden), so erfolgte die meist sehr kurze stärkere Belichtung genau in ihrer Mitte. Um die durch die Rotation bedingten Unterschiede (Erschütterung, Transpirationsförderung) auszugleichen, wurde die kurz belichtete Kultur B im Dunkeln so lange weiter rotiert, als sich die Kultur A auf dem Klinostaten befunden hatten.

Es ergab sich, daß in der Tat gleiche Lichtmengen die gleiche Verkürzung der Koleoptile hervorbringen. Wie aus Tabelle 30, S. 257, hervorgeht, gilt das Reizmengengesetz selbst dann noch,

wenn sich die beiden Lichtintensitäten — und umgekehrt die Belichtungszeiten — wie 1 zu 1280 verhalten, denn die Differenzen zwischen den mittleren Koleoptillängen (Spalte 10) gehen nicht über die Größe der Versuchsfehler (Tabelle 28) hinaus.

Zusammenfassung.

Die Ergebnisse dieses Abschnitts können wir kurz folgendermaßen formulieren:

1. In Abschnitt II war gezeigt worden, daß plötzliche Belichtung zu einer Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit über das vorher im Dunkeln eingehaltene Maß führt.

Tabelle 30.

Gültigkeit des Reizmengengesetzes bei Einwirkung von Licht auf die Endlänge der Haferkoleoptile.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Versuchsnummer	Stärke der Lampe in N.-K.	Kultur A		Kultur B		Zur Einwirkung gelangte Lichtmenge	Mittlere Koleoptilenlänge		Differenz
		Intensität	Dauer	Intensität	Dauer		der Kultur A	der Kultur B	
		M.-K.	Stdn.	M.-K.		M.-K. Stdn.			
a	5	1,25	2	5	$^1/_2$h	2,5	93,6	94,1	— 0,5
b	5	1,25	4	20	$^1/_4$h	5	82,7	83,0	— 0,3
c	5	1,25	4	80	3′45″	5	78,7	77,6	+ 1,1
d	16	4	4	64	$^1/_4$h	16	83,0	82,1	+ 0,9
e	16	16	1	256	3′45″	16	81,8	82,0	— 0,2
f	100	25	2	100	$^1/_2$h	50	80,4	80,0	+ 0,4
g	100	25	$2^2/_3$	400	$^1/_6$h	66,6	71,3	70,9	+ 0,4
h	100	25	4	400	$^1/_4$h	100	73,1	74,1	— 1,0
i	100	25	$4^1/_2$	1600	4′12″	112,5	72,2	73,3	— 1,1
		Versuche mit 2 verschiedenen Lampen:							
k	5 u. 100	5	4	400	3′	20	72,8	72,2	+ 0,6
l	5 u. 100	1,25	$4^1/_2$	1600	12,5″	5,63	77,1	77,3	— 0,2
m	5 u. 100	1,25	8	1600	23″	10	76,1	77,0	— 0,9

Jetzt wurde untersucht, wie lange diese Förderung anhält, und zu diesem Zweck die Beobachtungen in halbstündigen Intervallen vorgenommen. Dabei zeigte sich, daß sie um so länger dauert, je niederer die Intensität des Lichtes ist. Beträgt die Lichtstärke 1000 M.-K. oder mehr, so tritt eine Förderung bei dieser Art der Beobachtung nicht mehr hervor.

Rotes Licht zeigt die Förderung ebenfalls und zwar für längere Zeit. Es verhält sich demnach in der Beziehung wie sehr schwaches weißes Licht.

Diese wachstumsbeschleunigende Wirkung des Lichts ist bisher ganz übersehen worden.

2. Auf die anfängliche Förderung folgt dann stets die bisher allein bekannte hemmende Wirkung des Lichts, die den Grund darstellt, warum die Koleoptile im Licht eine geringere Endlänge erreicht als in Dunkelheit. Diese Verkürzung der Koleoptillänge wird um so stärker je mehr Dauer und Intensität der Belichtung zunehmen.

3. Gleiche Lichtmengen bewirken die gleiche Verminderung der Koleoptillänge. Intensität und Dauer des Lichts können dabei sehr stark variieren, ohne daß sich an diesem Resultat etwas ändert (Reizmengengesetz).

IV. Abschnitt.

Einfluß periodischer Beleuchtung.

In der Literatur finden sich eine Menge Beobachtungen angeführt, aus denen hervorgeht, daß periodisch beleuchtete und verdunkelte Pflanzen am Licht stets einen geringeren Zuwachs zeigen als in Dunkelheit. Für den täglichen Lichtwechsel haben das nachgewiesen Sachs (1872), Prantl (1873), Strehl (1874), Kny (1902) und Iltis (1903). Künstlich herbeigeführten Wechsel von Licht und Dunkelheit in kürzeren Intervallen von 1 Stunde bis 10 Minuten untersuchten Reinke (1876), Vines (1878) und vor allem Stameroff (1897), der sich auch elektrischer Beleuchtung von gleichbleibender Intensität bediente.

Nach den im II. Abschnitt geschilderten Beobachtungen über den Einfluß plötzlicher Erhellung auf den Wachstumsverlauf der Koleoptile, war mit Sicherheit anzunehmen, daß wenigstens bei rascherem Wechsel und bei geringer Intensität der Beleuchtung und die Reizwirkung der immer wiederkehrenden Erhellung so stark hervortreten würde, daß eine solche Einstellung der Wachstumsgeschwindigkeit auf Licht und Dunkelheit nicht erfolgen kann. Um diese Vermutung auf ihre Richtig-

keit zu prüfen, wurde in den folgenden Versuchen die Wirkung intermittierender Beleuchtung von verschiedener Dauer auf das Wachstum der Koleoptile beobachtet. Die Untersuchungsmethode war im wesentlichen die gleiche, wie S. 243 f. genauer beschrieben. Während der eine Keimling dauernd verdunkelt blieb und eine Kontrolle für die nicht vom Licht bewirkten Veränderungen des Wachstums bildete[1], befand sich der andere unter dem wechselnden Einfluß von Licht und Dunkelheit, deren Dauer 15, 30 oder 60 Minten betrug. In den gleichen Zwischenräumen wurde die Zuwachsbewegung an den Mikrometerskalen abgelesen; da das Dunkelzimmer dann nur für kurze Zeit betreten wurde, so blieben Temperatur und Luftfeuchtigkeit sehr konstant. Die Lichtintensität war in der großen Mehrzahl der Versuche 100 M.-K.

Gleich die ersten Beobachtungen über die Wirkung einer viertelstündigen Periodizität ergaben in vier Versuchen übereinstimmend, daß eine Einstellung des Wachstumsverlaufs auf den Lichtwechsel nicht erfolgt (Tabellen 31 und 32, S. 260), selbst nach 22 Stunden langer Einwirkung[2] nicht (Tabelle 32), daß vielmehr von Anfang an die in den Lichtviertelstunden gemessene Verlängerung eine größere war als in den Dunkelviertelstunden. Besonders deutlich zeigen das die Mittelwerte aus sämtlichen in Licht und Dunkelheit festgestellten Zuwachsgrößen, die hier übersichtlich zusammengestellt sind.

[1]) Da die Änderungen des Wachstums in Licht und Dunkelheit bei der meist verwendeten Intensität von 100 M.-K. sehr stark hervortraten (vgl. die Tabellen), so wurde diese Kontrolle als überflüssig später weggelassen.

[2]) Um den Wechsel von Licht und Dunkelheit auf längere Zeit und besonders auch des Nachts wirken zu lassen, wurde folgender einfache aber sicher funktionierende Apparat konstruiert, der das Ein- und Ausschalten des Lichts automatisch besorgte. Eine starke Weckeruhr lag horizontal in der Mitte einer großen Glasschale, an deren Rand eine kreisförmige Vertiefung angebracht war. Zwei gegenüberliegende Quadranten dieser Rinne enthielten Quecksilber, das mit dem einen Pol der Stromleitung in Kontakt stand. Der andere Pol war mit dem Minutenzeiger der Uhr verbunden, an dem ein langer Platindraht angelötet war. Dieser gelangte durch die Zeigerbewegung in das Quecksilber und stellte damit den Stromschluß her. Nach 15 Minuten verließ er das Quecksilber und bewegte sich weitere 15 Minuten durch die freie Luft; darauf erfolgte Kontakt durch den anderen Quadranten usw. Für halbstündlichen Lichtwechsel wurde die eine Hälfte der Rinne mit Quecksilber gefüllt. Eine Genauigkeit bis auf etwa eine Minute wurde in beiden Fällen stets erreicht.

Tabelle:	*	*	32	31	*[1].
Lichtzuwachs:	332 μ	292	334	192	201
Dunkelzuwachs:	272 μ	276	254	168	189

Eine Erklärung dieses Verhaltens der Koleoptile kann nach dem, was wir im II. Abschnitt über die Erfolge plötzlicher

Tabellen 31 bis 35.

Einfluß des Lichtwechsels. Die unterstrichenen Werte im Dunkeln, die nicht unterstrichenen am Licht gewonnen.

	Tab. 31[2].	Tab. 32[3].	Tab. 33.	Tab. 34.	Tab. 35.
Wechsel:	$^1/_4$ stündl.	$^1/_4$ stündl.	$^1/_2$ stündl.	$^1/_2$ stündl.	stündlich
Lichtintens.:	100 M.-K.	100 M.-K.	100 M.-K.	5 M.-K.	100 M.-K.
	201	192	615	325	474
	201	184	415	350	224
	198	280	620	475	420
	193	226	420	495	243
	108	244	705	435	482
	233	212	510	560	355
	198	264	565	530	597
	243	228	$1^1/_2$ Std.	495	444
	105	262	später	340	588
	165	204	590	470	399
	162	225	255	370	558
	165	nach $4^1/_2$	480	350	414
	126	Std. Pause:	300	270	
	162	440	465	220	Die
	168	400	$3^1/_2$ Std.	290	Zuwachs-
	177	340	später	355	werte sind
	141	252	360	290	in μ umge-
	195	384	230		rechnet.
	177	304	385		
	162	420	245		
	150	280	315		
	195	420	240		
	195		275		
	210				
	222				
	195				
Mittl. Dunkelzuwachs . .	168,0	254,4	489	403	519
Mittl. Lichtzuwachs . . .	192,1	333,7	327	374	346,5
Verhältnis . .	100 : 114,3	100 : 130,8	100 : 66,8	—	100 : 66,6

[1]) Die mit * bezeichneten Tabellen sind nicht einzeln mitgeteilt.

[2]) Länge des Keimlings 15 mm.

[3]) Der Keimling befand sich von seinem ersten Erscheinen über der Erdoberfläche an, seit 22 Stunden unter dem stetigen Wechsel von Licht und Dunkel.

Belichtung festgestellt haben, nicht mehr schwer fallen. Sie ergibt sich sofort aus Fig. 1, S. 208. Wir bemerken dort, daß während der viertelstündigen Belichtung mit 100 M.-K. keine merkliche Veränderung der Zuwachsgrößen eintritt. In der nächsten Viertelstunde sinkt die Wachstumsgeschwindigkeit dagegen ziemlich stark, und diese Zeit entspricht genau der ersten Verdunkelung bei viertelstündlichem Lichtwechsel (vgl. Tabelle 31, S. 260). Es kann hier also trotz Aufhörens der Belichtung eine Wachstumssteigerung noch nicht stattfinden, denn gerade jetzt kommt die erste Reizwirkung der plötzlichen Erhellung, die anfängliche Verminderung der Zuwachsgrößen, erst zur Geltung. Darauf folgt eine starke Wachstumsbeschleunigung (Fig. 1), die bei der in Rede stehenden Belichtungsweise mit der zweiten Lichtviertelstunde zusammenfällt, während sie selbst — das ist sehr zu beachten — nur eine Folge der ersten Erhellung darstellt. Im weiteren Verlauf des Lichtwechsels mögen sich durch das Ineinandergreifen der immer neu hervorgerufenen Reizreaktionen die Verhältnisse sehr komplizieren, doch findet, wie schon bemerkt, eine Einstellung der Zuwachskurve auf den Lichtwechsel auch nach 30stündiger Wirkung desselben nicht statt (Tabelle 32, S. 260).

Ganz anders fiel das Resultat bei halbstündiger Periodizität aus (vgl. Tabellen 33 bis 34, S. 260). Hier war die während der Belichtung eintretende Verlängerung stets geringer, als die im Dunkeln festgestellte, und die mittleren Dunkelzuwachse übertrafen die des Lichts wenigstens bei Verwendung von 100 M.-K. ganz erheblich[1]; das zeigt die folgende Zusammenstellung:

Tabelle:	33	*	*	*	34
Intensität:	100 M.-K.	100 M.-K.	16 M.-K.	5 M.-K.	5 M.-K.
Lichtzuwachs:	227 μ	483	537	422	374
Dunkelzuwachs:	489 μ	693	419	429	403

Auch diese Erscheinung findet leicht ihre Erklärung, wenn wir uns den Verlauf der auf plötzliche Erhellung eintretenden Reaktion noch einmal vergegenwärtigen. Wie aus den Kurven Fig. 1, 2, 4, 5 und den Tabellen 8 bis 11, Versuche 14 bis 22

[1]) Bei nur 5 M.-K.-Lichtstärke (Tabelle 34) folgten die Zuwachsgrößen nicht immer dem Lichtwechsel; die Mittelwerte zeigen jedoch auch hier das Überwiegen des Dunkelzuwachses.

und 29 bis 41 hervorgeht, verharrt die Wachstumsintensität nach Beginn der Beleuchtung fast genau eine halbe Stunde lang auf niederen Werten. In der folgenden Stunde, die also der ersten Verdunkelung bei halbstündiger Periodizität entspricht, findet dann die starke Wachstumssteigerung statt, die aber nicht von der Verdunkelung hervorgerufen wird, sondern ebenfalls eine Folge der Beleuchtung darstellt. Wenn demnach auch die vollkommene Einstellung der Zuwachsbewegung auf halbstündlichen Lichtwechsel geradezu eine Bestätigung der älteren Ansicht zu sein scheint, daß Beleuchtung die Wachstumsgeschwindigkeit nur verlangsamt, Verdunkelung sie nur beschleunigt, so beweist dagegen der Verlauf der Reaktion auf den Lichtbeginn mit Sicherheit, daß sowohl die Wachstumshemmung während der Beleuchtung als auch die Wachstumssteigerung während der Verdunkelung, beide als Wirkungen des Lichts, aufzufassen sind.

Durch die wiederholten Lichtreize werden auch hier die Verhältnisse in der Folge verwickelter werden; doch geht aus dem Versuch in Tabelle 33 hervor, daß selbst nach 24stündigem Bestehen des Lichtwechsels eine Verminderung des Wachstums während der Beleuchtung mit der größten Regelmäßigkeit stattfindet.

Endlich ist noch zu erwähnen, daß auch bei stündlicher Periodizität eine Einstellung des Wachstumsverlaufs auf die abwechselnde Belichtung und Verdunkelung glatt erfolgt (s. Tabelle 35, S. 260); die mittleren Zuwachsgrößen in Licht (100 M.-K.) und Dunkelheit waren dabei die folgenden:

Tabelle:	35	*
Lichtzuwachs:	346	509
Dunkelzuwachs:	519	635

Es mögen nun noch kurz die Ergebnisse der drei oben schon zitierten Arbeiten von Reinke (1876), Vines (1878) und Stameroff (1897) besprochen werden, weil diese Arbeiten im Gegensatz zu allen übrigen (s. S. 258) sich mit den Wirkungen eines künstlich herbeigeführten, relativ kurzen Beleuchtungswechsels befassen. Reinke stellte seine Beobachtungen an Hypokotylen von Helianthus an; seine Messungen ergaben, daß ein stündlicher Wechsel von Licht und Dunkelheit in der

Wachstumsgeschwindigkeit stets sehr deutlich zum Ausdruck kommt, dadurch, daß die Zuwachsgrößen im Licht hinter denen in Dunkelheit meist beträchtlich zurückstehen. Dagegen erfolgte eine solche Einstellung bei viertelstündigem Lichtwechsel nur in einem Versuche, während in einem anderen gerade umgekehrt die stärksten Verlängerungen meist am Licht eintraten (vgl. Reinke 1876, S. 141f.).

Der bedeutendste Mangel dieser und der folgenden Arbeit von Vines (1878) beruht darin, daß zur Belichtung Tageslicht von ganz unbestimmter und ständig wechselnder Intensität verwendet wurde. Vines fand, daß die Wachstumsgeschwindigkeit der Sporangienträger von Phycomyces während $^1/_2$ oder 1 stündiger Beleuchtungen, die sich in unregelmäßigen Abständen wiederholten, verlangsamt wird; daß aber in der darauffolgenden Verdunkelung die Zuwachsgrößen um fast den gleichen Betrag wieder zunehmen, wie es vor der Belichtung bei den im aufsteigenden Ast der großen Periode befindlichen Sporangienträgern der Fall war.

Wie Vines, so nahm auch Stameroff seine Messungen mittels des Mikroskops vor; doch ließ er elektrisches Bogenlicht von etwa 500 M.-K. Stärke auf seine Versuchspflanzen einwirken, und zwar betrugen die periodischen Belichtungen und Verdunkelungen je 10 bis 60 Minuten. Auf diese Weise stellte Stameroff fest, daß der Wachstumsverlauf von vegetativen Pilzhyphen und von Pollenschläuchen durch den Lichtwechsel nicht erkennbar beeinflußt wird, daß dagegen bei Sporangienträgern von Mucor sowie bei Wurzelhaaren von Marchantia die im Licht gemessenen Zuwachsgrößen stets geringer waren als die in Dunkelheit beobachteten.

Vergleichen wir nun die Untersuchungsmethode und die Ergebnisse dieser drei Autoren mit den hier geschilderten, so ist vor allem hervorzuheben, daß die Lichtintensität (Tageslicht oder 500 M.-K.) dort eine sehr viel höhere war als in meinen Versuchen; und wir sahen schon im II. Abschnitt, daß Stärke und Dauer der einzelnen Stadien der Reaktion im hohen Maße von der Intensität des Lichts abhängen. Ferner arbeiteten Vines und Stameroff mit einzelligen Pflanzen, in der Hauptsache mit Sporangienträgern von Pilzen, deren sehr viel höhere Empfindlich-

keit gegen Lichtreize, neuerdings auch durch die Beobachtungen Blaauws (1914) erwiesen wurde.

Mit Reinkes Beobachtungen an einer vielzelligen Pflanze (Helianthus) zeigen die meinen dagegen eine gewisse Übereinstimmung, besonders in bezug auf stündlichen Lichtwechsel, wenn auch Reinkes Erklärungsweise eine ganz andere war. Da er den wahren Grund für das Ausbleiben der Einstellung des Wachstums auf viertelstündige Periodizität nicht kannte, so gibt er z. B. als Erklärung dafür das Auftreten »spontaner Schwankungen« im Wachstumsverlauf an. Daß diese aber kaum vorhanden waren, geht daraus hervor, daß bei dem gleichen Keimling, als er nach wenigen Stunden in stündlichen Lichtwechsel gebracht wurde, das Wachstum ohne jede Störung dem Lichtwechsel folgte.

Zusammenfassung.

Wird die Koleoptile in regelmäßigen Intervallen von 15, 30 und 60 Minuten Dauer abwechselnd mit 100 oder weniger M.-K.-Intensität beleuchtet und wieder verdunkelt, so erfolgt eine Einstellung der Zuwachsbewegung auf den Lichtwechsel, das heißt ein Rascherwachsen im Dunkeln und Langsamerwachsen im Licht nur bei stündlichem und halbstündlichem Wechsel, nicht aber bei viertelstündlichem Wechsel der Beleuchtung. Die Ursache dieser Erscheinung fanden wir in dem Verlauf der Reaktion auf plötzliche Erhellung. Daraus ging auch hervor, daß die bei stündlichem und halbstündlichem Lichtwechsel während der Verdunkelung eintretende Wachstumssteigerung eine Folge der vorhergehenden Beleuchtung, nicht eine Wirkung der Dunkelheit ist.

Anhang.

Einfluß des Lichts auf das Wachstum des ersten Laubblattes von Avena.

Bei den Untersuchungen über den Einfluß des Lichts auf die Endlänge der Koleoptile (III, 2) wurde stets auch die Länge des ersten Laubblattes notiert und ihr mittlerer Wert berechnet. Es zeigte sich in der Mehrzahl der Fälle, daß trotz oft recht

großer Verschiedenheiten in der Koleoptillänge der belichteten und der nichtbelichteten Kultur, die Länge des Laubblattes eine überraschend übereinstimmende war. In Tabelle 36

Tabelle 36.

Gleichheit der Länge des ersten Laubblattes bei verschiedener Länge der Koleoptile.

1	2	3	4	5	6	7	8
Nummer	Länge des Laubblattes		Länge der Koleoptile		Längendifferenz		Verhältnis der Zahlen in Spalte 6 und 7
	Kultur A	Kultur B	Kultur A	Kultur B	des Blattes	der Koleoptile	
1	98,9	98,2	91,7	71,2	0,7	20,5	1 : 30
2	111,6	111,2	82,8	75,8	0,4	7,0	1 : 17,5
3	131,8	131,1	77,5	61,7	0,7	15,8	1 : 22,6
4	114,0	114,0	116,8	105,0	0,0	11,8	1 : ∞
5	101,4	101,7	85,4	78,4	— 0,3	7,0	1 : 23
6	136,9	137,0	86,3	78,9	— 0,1	7,4	1 : 74
7	119,4	118,7	98,1	95,7	0,7	2,4	1 : 3,4
8	126,8	126,3	85,6	80,5	0,5	5,1	1 : 12
9	148	146	108	92,1	2,0	15,9	1 : 8
10	114,0	114,7	116,8	106,3	— 0,7	10,5	1 : 15
11	115	117,9	80,9	68,6	— 2,9	12,3	1 : 4,2
12	136,9	136,5	86,3	72,0	0,4	14,3	1 : 36
13	102,1	102,0	78,5	64,4	0,1	14,1	1 : 141
14	81,1	80,0	78,3	70,9	1,1	7,4	1 : 6,7
15	89,9	89,5	81,4	66,3	0,4	15,1	1 : 38
16	94,9	94,7	78,4	75,6	0,2	2,8	1 : 14
17	101,8	101,6	87,7	83,0	0,2	4,7	1 : 24
18	148	146	108	94,8	2,0	13,2	1 : 6,6
19	118,4	117,9	72,5	68,6	0,5	3,9	1 : 7,8
20	115	118,4	80,9	72,5	— 3,4	8,4	1 : 2,5
21	81,1	82,9	78,3	71,3	— 1,9	7,0	1 : 3,7
22	101,8	102,0	78,1	64,4	— 0,2	13,7	1 : 68,5

sind eine Anzahl Messungen aus den oben angeführten und anderen Untersuchungen zusammengestellt. Besonders die Zahlen der Spalte 8 lassen deutlich den großen Unterschied in den Differenzen zwischen Blatt- und Koleoptillängen erkennen.

Diese Beobachtungen sprechen für eine weitgehende Unabhängigkeit des Blattwachstums vom Licht, denn das der belichteten Koleoptile zugehörige Laubblatt besaß zur Zeit der Messung ja ziemlich genau die gleiche Länge wie das der unbelichteten Keimlinge. Durch weitere Versuche über den Einfluß periodischer Beleuchtung (vgl. IV. Abschnitt) auf das Wachstum des Laubblattes wurde das bestätigt (vgl. Tabelle 37, S. 266). Der Keimling befand sich seit etwa 30 Stunden unter dauerndem

halbstündlichen Beleuchtungswechsel. Nach dieser Zeit etwa erfolgte der Durchbruch des Laubblattes durch die Koleoptile, und nun wurde mit der Beobachtung des Blattwachstums begonnen. Es ergibt sich aus den Zahlen der Tabelle 37, daß dieses durch den Lichtwechsel in keiner erkennbaren Weise beeinflußt wird, und auch die folgenden Mittelwerte aus sämtlichen Licht- und Dunkelzuwachsen sprechen für diese Annahme.

Tabelle:	37	*
Lichtzuwachs:	928	642
Dunkelzuwachs:	913	616

Tabelle 37.

Einfluß des halbstündlichen Lichtwechsels auf das Wachstum des ersten Laubblattes von Avena sativa, das bei Beginn der Beobachtung etwa 15 mm über die Koleoptilspitze hervorragte. Der Lichtwechsel ging dauernd weiter, auch in den Beobachtungspausen.

9^{25}—11^{55} a. m: 970 μ 965 915 1005 915. 2^{25}—7^{25}: 970 μ 935 895 915 915 900 870 855 850 920

Mittlerer Dunkelzuwachs: 912,5 Mittlerer Lichtzuwachs: 927,9 Verhältnis: 100 : 101,6

Im Gegensatz zur Koleoptile ist das erste Laubblatt also gegen Lichtreize recht unempfindlich, und zwar sowohl in bezug auf das Wachstum als auch in phototropischer Hinsicht. Diese so verschiedenen Eigenschaften der beiden ersten Blätter sind bei der Keimung von großer Bedeutung. Der Koleoptile, als dem Schutzorgan des eingeschlossenen jungen Sprosses, fällt es zu, die über dem Keimling lagernden Erdschichten zu durchbrechen, und dazu wird sie durch negativen Geotropismus und positiven Phototropismus, sowie durch ihre keilförmige Spitze und ihre ganze Gestalt aufs beste instand gesetzt. Sobald dies geschehen ist, hat sie ihre Funktion erfüllt und ihr Wachstum wird vom Licht sistiert. Da ist es nun sehr wesentlich, daß das erste Laubblatt bezüglich seines Längenwachstums nicht ebenso lichtempfindlich ist wie die Koleoptile, denn ihm fällt es zu, diese Schutzscheide zu durchbrechen und seine Spreite am Licht zu entfalten.

Bei allen in Tabelle 36 zusammengestellten Versuchen hatte das Licht zuerst die Koleoptilwand passieren müssen bevor es auf das darin eingeschlossene Laubblatt wirken konnte, es war

also in seiner Intensität wie in seiner Zusammensetzung verändert worden; und bei dem in Anschluß hieran geschilderten Beobachtungen über den Einfluß periodischer Beleuchtung (S. 266) war das Blatt bereits lange in der Koleoptile vorbelichtet und hatte diese selbsttätig durchbrochen. Um nun auch die Wirkung des Lichts direkt auf das junge, normalerweise noch in der Koleoptile eingeschlossene Blatt kennen zu lernen, wurde bei einer Anzahl von Keimlingen die Koleoptile bei einer Länge von 3 bis 4 cm etwa 20 mm unterhalb der Spitze mit einem dazu besonders hergerichteten Messer ungefähr 0,5 mm tief ringförmig eingeschnitten, und durch vorsichtiges Drehen und Biegen das obere Koleoptilende von dem ganz unverletzten Laubblatt abgezogen. Auf diese Weise war das Blatt von der umschließenden Koleoptile und ihrem Einfluß auf das Wachstum befreit; die so präparierten und eine gleiche Anzahl unverletzter Keimlinge wurden nun zu je ein Drittel verdunkelt und mit 100 M.-K. 30 und 180 Minuten lang belichtet; gemessen wurde erst nach drei Tagen. Das Resultat dieses Versuchs gibt Tabelle 38 wieder.

Tabelle 38.

1	2	3	4
Belichtet mit 100 M.-K.	Normale Keimlinge		Präparierte Keimlinge
	Länge der Koleoptile	Länge des Blattes	Länge des Laubblattes
A gar nicht	86,3	127,4	136,9
B 30 Minuten	78,9	125,0	137,0
C 180 Minuten	72,0	123,3	136,5

Aus einem Vergleich der Zahlen in Spalte 3 und 4 geht hervor, daß das Blatt im Wachstum durch die Koleoptile gehemmt wird, denn bei vorzeitiger Entfernung der Koleoptile war die Blattlänge eine größere (Spalte 4) als die in der gleichen Zeit erreichte Blattlänge normaler Keimlinge (Spalte 3). Ferner sprechen die bis auf wenige Zehntel übereinstimmenden Zahlen in Spalte 4 mit Sicherheit für eine Unabhängigkeit des Blattwachstums von geringeren Lichtmengen. Daß aber bei starken und langen Belichtungen ein Einfluß auf das Wachstum wohl zu bemerken ist, beweist folgender Versuch. Von drei 5 Tage

alten gleichen Keimlingskulturen wurde A dunkel gehalten, B 30 Minuten und C 7 Stunden dem Tageslicht ausgesetzt. Das Blatt ragte zu dieser Zeit 4 bis 6 cm über die Koleoptile hervor. Nach weiteren drei Tagen betrug die mittlere Blattlänge bei:

A (dunkel) . . . . 275 mm
B (30 Min. bel.) . . 257 mm
C (7 Std. bel.) . . . 229 mm

Wie sich das zweite Laubblatt gegen Lichtwirkungen verhalten würde, konnte nicht untersucht werden, da dieses Blatt sich bei etiolierten Pflanzen erst sehr spät und sehr unregelmäßig entwickelt.

Es soll nun noch kurz der Einfluß einer Verdunkelung der Koleoptilspitze durch aufgesetzte Staniolkäppchen auf den Durchbruch des ersten Laubblattes erwähnt werden, und über diesen selbst möchte ich noch einige Beobachtungen mitteilen, die auch Rothert (1896) in seiner so ausführlichen Arbeit nicht erwähnt. Anfangs bleibt das Wachstum des Blattes oft weit hinter dem der Koleoptile zurück, was man daran erkennt, daß deren oberer Hohlraum noch nicht durch das eingeschlossene Blatt ausgefüllt wird (Rothert 1896, S. 27). Gegen Ende des Koleoptilwachstums ist dies in normalen Fällen jedoch stets der Fall, und kurz vor Durchbruch des Laubblattes hat sich dessen Spitze auf eine Strecke von 4 bis 6 mm zickzackförmig in enge Falten gelegt und übt einen solchen Druck auf die Wand der Koleoptilspitze aus, daß diese aufs äußerste gespannt erscheint und den Falten des Blattes entsprechende papillenartige Vorwölbungen zeigt. Besonders deutlich ist das an belichteten Keimlingen zu sehen, und es genügt hier im rechten Augenblick ein ganz geringer Druck, um das Platzen der Koleoptilwand zu veranlassen. Sofort dringt nun die komprimierte Blattspreite aus der Öffnung und ragt nach vollendeter Gradstreckung 3 bis 5 mm über sie hinaus. An etiolierten Pflanzen ist diese Erscheinung weniger ausgeprägt; die Blattspitze wird auch hier in Falten gelegt, doch nur auf eine Strecke von 2 bis 3 mm.

Es wurde nun die äußerste Spitze der Koleoptile während der am dritten Tage vorgenommenen Belichtung durch aufgesetzte 3 bis 4 mm lange Staniolkäppchen verdunkelt. Die Wirkung dieser Spitzenverdunkelung ist aus den Zahlen der Ta-

belle 39 zu ersehen; eine Beeinflussung des Wachstums hat nicht stattgefunden (Spalte a), wohl aber haben bei den mit Käppchen versehenen Keimlingen viel weniger Blätter die Spitze der Koleoptile durchbrochen als bei den ganz belichteten (41 gegen 84%). Da die Käppchen sofort nach der Belichtung vorsichtig wieder abgenommen wurden, der Durchbruch des Blattes aber erst etwa 20 Stunden später erfolgte, so kann

Tabelle 39.

Einfluß der Spitzenverdunklung auf den Durchbruch des Blattes durch die Koleoptilspitze.

		Kultur A ganz belichtet	Kultur B Spitze verdunkelt	Kultur C ganz dunkel
a	Länge der Koleoptile	59,6	58,7	62,2
b	Anzahl	32	29	38
c	Länge des Blattes	67,1	68,0	74,2
d	Anzahl	27	12	11
e	Blattanzahl in % der Koleoptilenanzahl .	84	41	29

ein mechanischer Druck auf die Spitze kaum die Ursache dieser Erscheinung sein.

In kurzer Zusammenfassung hat sich also folgendes ergeben:

1. Licht von nicht zu hoher Intensität beeinflußt das Wachstum des jungen ersten Laubblattes nicht, auch wenn die Koleoptile künstlich entfernt wird.

2. Das eingeschlossene Blatt wird durch die Koleoptile im Längenwachstum gehemmt; der Durchbruch erfolgt durch Sprengen der Koleoptilwand an der Spitze.

3. Verdunkelung der Koleoptilspitze während der Belichtung durch kleine Staniolkäppchen verzögert den Durchbruch des Blattes im Vergleich zu ganz beleuchteten Keimlingen.

Allgemeine Zusammenfassung.

Unter Hinweis auf die am Schluß eines jeden Abschnitts gegebenen Zusammenfassungen (vgl. S. 204, 237, 257 und 264) sei das Gesamtresultat dieser Untersuchungen ganz kurz folgendermaßen formuliert:

Wird die im Dunkeln wachsende Koleoptile von Avena sativa plötzlich beleuchtet, so erfolgt einige Zeit nach Beginn der

Lichtwirkung eine Verminderung der Wachstumsgeschwindigkeit, die rasch in eine meist sehr viel stärkere und länger anhaltende Wachstumssteigerung übergeht.

Die Dauer dieser Förderung des Wachstums durch das Licht nimmt mit wirkender Lichtintensität ständig zu.

Erst wenn sie vorüber ist, tritt die bekannte Wachstumshemmung ein, der es zuzuschreiben ist, daß belichtete Koleoptilen um so kürzer bleiben, je größer die angewendete Lichtmenge war.

Straßburg i. E., Juni 1914.

Botanisches Institut.

Literatur.

Blaauw (1909), Rec. trav. bot. néerl. **5**, 209.
— (1914), Koninklijke Akad. v. Wetensch. te Amsterdam. Proceedings of the Meeting of Januari 31. Vol. XVI.
Bonnier (1895), Rev. gén. bot. **7**, 241.
Darwin, F. (1880), Arb. d. bot. Inst. Würzburg. II, 521.
Fitting, H. (1907), Jahrb. wiss. Bot. **45**, 83.
Fröschel (1908. 1909), Sitzungsberichte Wiener Akad. **117** (I). 235; **118** (I). 1247.
Godlewski (1890), Anzeiger d. Akad. d. Wiss. Krakau. 169.
Gräntz (1898), Einfl. d. Lichtes auf d. Entw. einiger Pilze. Leipzig. Diss.
Iltis (1903), Ber. bot. Ges. **21**, 508.
Jakobi, H. (1911), Sitzungsberichte Wiener Akad. **120** (I), 1001.
Jost (1913), Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. III. Aufl.
Kny (1902), Jahrb. wiss. Bot. **38**, 421.
Lehmann (1912), Zeitschr. f. Bot. **4**, 465.
Müller-Thurgau, H. (1876), Flora. **59**, 65.
Pfeffer (1904), Pflanzenphysiologie. 2. Bd., 2. Aufl.
Prantl (1873), Arb. aus d. bot. Inst. Würzburg. **1**, 371.
Reinke (1876), Bot. Ztg. **34**, 143.
Rothert (1896), Cohns Beitr. z. Biol. **7**.
Sachs (1872), Arb. Würzburg. **1**, 99.
Stameroff (1897), Flora. **83**, 135.
Stebler (1878), Jahrb. wiss. Bot. **11**, 47.
Strehl (1874), Längenwachstum d. Wurzel u. d. hypokot. Gliedes. Leipzig. Diss.
Vines (1878), Arb. aus d. bot. Inst. Würzburg. **2**, 114.
Vogt (1914), Ber. bot. Ges. **32**, 173.
Wiesner (1878. 1880), Die heliotrop. Ersch. im Pflanzenreich. Denkschr. d. k. k. Akad. Wien. 39, 43.

Lebenslauf.

Am 7. September 1890 wurde ich als Sohn des Zollinspektors Robert Vogt und seiner Frau, geb. Zinn († 1897), in Straßburg i. E. geboren. Nachdem ich im Herbst 1909 auf der Oberrealschule beim Kaiserpalast in Straßburg die Reifeprüfung bestanden hatte, wandte ich mich dem Studium der Naturwissenschaften, besonders der Botanik, zu und besuchte die Universitäten Straßburg und Göttingen vom Herbst 1909 bis Herbst 1914. In der Zeit vom Frühjahr 1913 bis Herbst 1914 war ich Privat- und Vorlesungsassistent bei Herrn Prof. Dr. Jost am botanischen Institut Straßburg.

Ich besuchte die Vorlesungen und Practica folgender Herren:

In Straßburg: Prof. Dr. Baeumker, Bresslau, Braun, Bücking, Döderlein, Fitting, Goette, Hannig, Holzapfel†, Jost, Kniep, Rudolph, Sapper, v. Seydlitz, Graf Solms-Laubach, Thiele, Wedekind.

In Göttingen: Prof. Dr. Ehlers, Husserl, Kötz, Mecking, Peter, Wallach, Wilke-Dörfurt.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Jost, möchte ich auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank für sein stetes Interesse und die so bereitwillige Förderung meiner Untersuchungen zum Ausdruck bringen. Ferner danke ich ihm dafür, daß er durch gütige Übernahme der Korrektur es ermöglichte, die Arbeit jetzt zu veröffentlichen, wo mich der Dienst im Heere von jeder wissenschaftlichen Tätigkeit fernhält.

Auch den Herren Prof. Dr. Kniep und Hannig bin ich für manchen wertvollen Ratschlag zu Dank verpflichtet.

Februar 1915.

Ernst Vogt,
Kriegsfrw. Uoff. im Res.-Fuß-Art.-Reg. 14,
10. Batterie,
z. Zt. im Felde.

Fürstlich priv. Hofbuchdruckerei (F. Mitzlaff)
Rudolstadt.